

TABLE DES VOLUMES ET LISTE DES COLLABORATEURS

*Les volumes publiés sont indiqués par un **

PHYSIOLOGIE

- *1 **Nutrition de la plante Echanges d'eau et de substances minérales**, par M. MOLLIARD, Doyen de la Faculté des Sciences de Paris
- *2 **Nutrition de la plante Formation des substances ternaires**, par M. MOLLIARD
- 3 **Nutrition de la plante Utilisation des substances ternaires**, par M. MOLLIARD
- 4 **Nutrition de la plante Cycle de l'azote**, par M. MOLLIARD
- 5 **Echanges d'énergie chez les végétaux**, par M. MOLLIARD
- 6 **Action du milieu inorganique sur les végétaux**, par M. MOLLIARD
- 7 **Action du milieu vivant sur les végétaux**, par M. MOLLIARD
- 8 **Physiologie de l'espèce**, par M. MOLLIARD
- 9 **La biologie florale**, par F. PECHOUTRE, docteur ès-sciences, professeur au lycée Louis le Grand
- 10 **La reproduction et la sexualité**, par F. PECHOUTRE, docteur ès-sciences, professeur au lycée Louis le Grand

- 11 **La variation et l'hérédité chez les végétaux**, par
L. BLARINGHEM, chargé de cours à la Sorbonne
- 12 **Éléments de tératologie végétale**, par L. BLARINGHEM,
chargé de cours à la Sorbonne

PATHOLOGIE VÉGÉTALE

- 1 **Introduction Symbiose Commensalisme Parasitisme Maladies physiologiques**, par L. MANGIN
 - 2 **Les maladies des céréales**
 3. **Les maladies de la vigne**
 - 4 **Maladies des arbres fruitiers, des plantes potagères et horticoles**
 - 5 **Les champignons des arbres des forêts Mycorhizes Champignons des bois**, par M. MANGIN, inspecteur adjoint des Eaux et Forêts
-

ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION

du **D^r TOULOUSE**, Directeur de Laboratoire à l'Ecole
des Hautes-Études.

Secrétaire général **H. PIÉRON**

BIBLIOTHÈQUE DE PHYSIOLOGIE & DE PATHOLOGIE VÉGÉTALES

Directeur **L MANGIN**

Membre de l'Institut
Professeur au Muséum d'Histoire naturelle

NUTRITION DE LA PLANTE

II



NUTRITION DE LA PLANTE

FORMATION

DES

SUBSTANCES TERNAIRES

PAR

arin OLLIARD

DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ
DE PARIS

Avec 88 figures dans le texte

PARIS

LIBRAIRIE OCTAVE DOIN

GASTON DOIN, ÉDITEUR

8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1921

Tous droits réservés

2361

NUTRITION DE LA PLANTE

FORMATION DES SUBSTANCES TERRESTRES

INTRODUCTION

Le corps des végétaux est constitué par un ensemble complexe de substances dont les réactions réciproques constituent la vie, des opérations élémentaires permettent de les grouper en différentes catégories relativement simples, mais un peu artificielles. Par une dessiccation ménagée, opérée à des températures croissant jusqu'à 100°-105°, on constate qu'un végétal perd en moyenne 70 % de son poids initial, dans une première approximation, ordinairement très suffisante, on peut considérer que c'est uniquement de l'eau qui a été perdue de cette façon.

La matière sèche restante, brûlée en présence de l'air, donne naissance à un dégagement de gaz, gaz carbonique, azote, vapeur d'eau, correspondant à l'oxydation de la matière organique et on obtient un résidu, les *cendres*, constitué par un ensemble de sels minéraux, l'analyse de ces cendres montre

qu'elles comprennent d'une manière constante du soufre, du phosphore, du potassium, du magnésium, du fer, souvent du silicium, du chlore, du calcium, du manganèse, du sodium, de l'aluminium, et accidentellement un très grand nombre d'éléments les plus variés, ces corps simples existaient dans la plante vivante à l'état de sels ou s'y trouvaient engagés dans des combinaisons organiques. Les cendres représentent environ 5 % du poids de la matière sèche. Nous avons étudié les échanges d'eau et de substances minérales qui se produisent chez les végétaux dans un précédent volume de cette collection.

Reste à considérer la matière organique, c'est à dire l'ensemble des différentes substances carbonées existant dans la plante, si on en fait une analyse élémentaire, on constate que la composition centésimale moyenne de la matière sèche, déduction faite des cendres, peut être représentée de la manière suivante

Carbone	50
Oxygène	40
Hydrogène	6
Azote	4

La matière organique contient donc environ la moitié de son poids de carbone et ce corps apparaît comme ayant une importance quantitative considérable. On peut, d'autre part, grâce à divers procédés constituant l'analyse immédiate, séparer les différentes substances chimiquement définies qui prennent part à la constitution de la matière orga-

nique et on constate ainsi qu'il en existe deux catégories, celles qui sont uniquement formées de carbone, d'oxygène et d'hydrogène (l'oxygène peut même faire défaut), ce sont les substances *ternaires*, et celles qui contiennent en outre de l'azote, ce sont les substances *azotées*.

Bien que ces deux catégories de substances présentent de nombreux points de contact au point de vue de leur rôle physiologique, il est commode pour l'exposition de les considérer successivement, cela revient à étudier avec les premières l'origine et le cycle du carbone, avec les secondes l'origine et le cycle de l'azote chez les végétaux.

Dans ce volume il ne sera question que des substances ternaires végétales, nous les considérerons en premier lieu telles qu'elles existent chez les plantes et nous exposerons ensuite ce qu'on sait actuellement de leur formation. Nous étudierons ainsi tout d'abord les substances sucrées et montrerons comment elles dérivent chez les plantes vertes d'une fonction fondamentale, la fonction chlorophyllienne, comment et à quel état elles s'accumulent ensuite dans les organes, nous en ferons de même pour les glucosides, les graisses, les essences, etc.

Dans une dernière partie, après avoir envisagé les plantes vertes et leur nutrition carbonée aux dépens du gaz carbonique de l'air et grâce à l'intervention de l'énergie solaire, nous verrons comment les végétaux dépourvus de chlorophylle puisent leur carbone dans des substances fabriquées par la première catégorie de plantes, revenant enfin

aux plantes vertes nous nous demanderons dans quelle mesure elles peuvent, elles aussi, utiliser le carbone organique

Dans tous les cas, nous nous occuperons uniquement de la constitution et de la formation des substances ternaires, de leur anabolisme, réservant pour un prochain volume la question de leur utilisation ultérieure par la plante, c'est à dire de leur métabolisme

CHAPITRE PREMIER

LES SUCRES ; CONSTITUTION ET LOCALISATION

Définition et caractères généraux

Les substances sucrées jouent chez les végétaux un rôle considérable et relativement bien connu , elles correspondent à celles qu'on a appelées longtemps des hydrocarbones ou *hydrates de carbone* ; on exprimait ainsi que leur composition centesimale correspondait à des teneurs en hydrogène et oxygène telles que leur rapport est le même que pour l'eau la formule de ces corps est donc $C^m(H^2O)^n$, m étant le plus souvent un multiple de 6

Toutes les substances en question présentent en commun une saveur caractéristique à laquelle elles ont donné leur nom ; elles se décomposent facilement par la chaleur et donnent naissance à des matières brunes désignées sous le nom de *caramels* ; leurs solutions ont une tendance à la sursaturation et constituent de ce fait des sirops , beaucoup ont la propriété de fermenter, c'est à dire de se décomposer en gaz carbonique et alcool, sous l'influence de la levure de bière , elles jouissent

enfin d'une activite optique spéciale, si une lumière polarisée (dont les vibrations s'effectuent dans un plan unique, dit plan de polarisation) traverse une solution de sucre, elle reste polarisée, mais le plan de polarisation est dévié d'un certain angle α , dont la valeur est proportionnelle à la concentration $\frac{n}{100}$ de la solution, à l'épaisseur l de la couche liquide et enfin à une constante caractéristique de la substance considérée et désignée sous le nom de pouvoir rotatoire $[\alpha]$, c'est l'angle dont est dévié le plan de polarisation lorsque la lumière monochromatique considérée traverse une épaisseur de 1 centimètre d'une solution telle que 1 centimètre cube contienne 1 gramme du sucre envisagé, on a donc

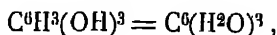
$$\alpha = \frac{n l}{100} [\alpha]$$

l étant exprimé en décimètres, on conçoit que $[\alpha]$ étant connu une fois pour toutes on puisse déterminer n au moyen de la mesure de α , tel est le principe de la méthode polarimétrique d'évaluation de la concentration d'une solution d'un sucre donné

Les différents sucres, et ils sont très nombreux, se rattachent d'après leurs propriétés spéciales, à un certain nombre de types tels que le glucose ou sucre d'amidon, le levulose ou sucre de fruits, le saccharose ou sucre de betterave ou de canne.

Mais la composition chimique qui correspond au terme d'hydrate de carbone ne s'applique pas

qu'aux sucres, les acides gras tels que l'acide acétique $C^2H^4O^2 = C^2(H^2O)^2$ ou l'acide lactique $C^3H^6O^3 = C^3(H^2O)^3$ sont aussi des hydrates de carbone et ils n'ont aucune des propriétés des sucres il en est de même des triphénols



le terme en question s'applique à la composition centésimale des substances sans tenir compte des fonctions chimiques qui interviennent

Inversement, certaines substances que leurs propriétés forcent à considérer comme des sucres ne sont pas des hydrates de carbone, c'est ainsi que le rhamnose $C^6H^{12}O^5$ et la mannite $C^6H^{14}O^6$ ont plus d'hydrogène que n'en implique la désignation d'hydrate de carbone

Enfin, si les sucres les plus importants en physiologie végétale contiennent un multiple de 6 atomes de carbone, la chose n'est nullement applicable à l'ensemble des sucres qui se trouvent actuellement définis par leurs fonctions chimiques

Toutes les substances que nous désignerons sous le nom de sucres possèdent plusieurs fonctions alcools primaire ($-CH^2OH$) et secondaire ($-CHOH-$). Si le corps ne comprend que de telles fonctions, il appartient à un premier groupe de sucres, les *alcools polyatomiques*; pour un autre groupe de substances intervient en outre l'une des deux fonctions aldehyde ($-COH$) ou acétone ($-CO-$), il s'agit alors d'aldoses ou de cétooses dont l'ensemble constitue les sucres reducteurs ou *monosaccharides*; enfin un troisième groupe com-

prend les *polysaccharides* ou sucres hydrolysables, résultant de la condensation des précédents et présentant la fonction éther oxyde $R-O-R'$, R et R' désignant des restes de monosaccharides

A — ALCOOLS POLYATOMIQUES

Leur formule est



on voit donc que ce ne sont pas des hydrates de carbone. Il s'agit de substances qui n'ont pas d'action reductrice sur le tartrate double de cuivre et de potassium en solution alcaline, non plus que sur l'acétate de phénylhydrazine, leur action sur la lumière polarisée est toujours faible, enfin ils ne sont pas fermentescibles.

Les premiers termes de cette série, le **glycol** $CH^2OH - CH^2OH$ et la **glycerine**



n'ont pas été décelés par l'analyse immédiate des végétaux, mais nous verrons quelle importance a le second de ces corps dans la formation des matières grasses, qui ne sont autre chose que des éthers de la glycerine.

Lorsque le nombre des atomes de carbone entrant dans la molécule devient égal à 4, 5, 6, 7, on dit qu'il s'agit de tétrites, de pentites, d'hexites, d'heptites..

Parmi les tétrites il n'y a guère à signaler que l'**érythrite**, qui existe à l'état libre dans les cellules du *Protococcus vulgaris* et qui, à l'état d'éther dior-

sellique, forme l'erythrine qu'on rencontre dans les lichens a orseille, tels que le *Roccella furciformis*

Plusieurs pentites ont été obtenues artificiellement dans les laboratoires, mais la seule dont on ait jusqu'ici reconnu l'existence chez les végétaux est l'adonite (feuilles de l'*Adonis vernalis*)

Hexites

Avec les hexites on arrive au groupe des alcools polyatomiques qui est le mieux représenté chez les végétaux, parmi les nombreux isomères stéréochimiques constituant cette catégorie de substances, trois ont une certaine importance en physiologie végétale, la sorbite, la dulcité et la mannite

Obtenue artificiellement par réduction du glucose et du levulose, la sorbite existe dans les baies du sorbier, dans les poires (0,8 ‰), on la retrouve dans le cidre, d'une manière générale elle se rencontre dans les fruits des Pomacées et des Prunées

La dulcité a été signalée dans différentes espèces de Mélangiers, dans les *Evo-nymus* et plusieurs *Celastrus*, il est aisé de la faire apparaître, par exemple dans des coupes de *Melampyrum memorosum*, en introduisant celles-ci dans de l'alcool et laissant évaporer ensuite lentement entre lame et lamelle, la dulcité, normalement dissoute dans le

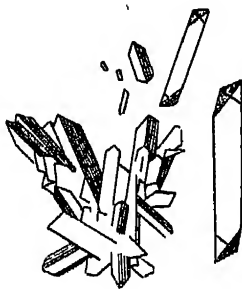


Fig 4 — Cristaux de dulcité

suc cellulaire, forme des cristaux prismatiques monocliniques (fig 1), assez gros, incolores et brillants, ressemblant à ceux du salpêtre ou à ceux de l'asparagine, mais ils s'en distinguent en ce qu'ils sont insolubles dans une solution saturée de dulcite et à ce qu'ils se boursoufflent à 190° en une masse d'un brun sombre, solubles dans l'eau, ils sont insolubles dans l'éther

Les Puceons qui vivent sur les pousses feuillées des Fusains rejettent un liquide qui, en se desséchant forme une masse blanche à la surface des feuilles,

cette miellée animale contient une assez grande proportion de dulcite

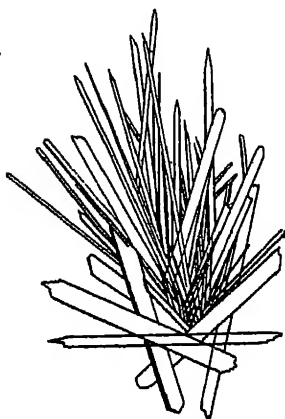


Fig 2 — Cristaux de mannite obtenus à partir d'une coupe de racine de Céleri traitée par l'alcool, puis desséchée

La mannite est beaucoup plus fréquente que les substances précédentes, on peut la reconnaître dans un tissu végétal de la même manière que la dulcite, des coupes de tubercules de Céleri, traitées par l'alcool, puis abandonnées à une évaporation lente, donnent naissance, sur les bords de la lamelle, à des cristaux orthorhombiques ayant le plus

souvent la forme d'aiguilles groupées d'une manière radiaire (fig 2), ils ont la propriété de se sublimer,

comme la dulcite, la mannite est insoluble dans la glycerine et dans l'éther

Elles s'observent tout chez les Oléacees (bourgeons et feuilles de *Syringa vulgaris*, feuilles de *Fraxinus excelsior*, Olive) et les Ombellifères (Céleri, racine d'*Aethusa Cynapium*, d'*Oenanthe crocata*, de Carotte), mais on l'a rencontrée également dans la racine d'Aconit, dans le rhizôme du *Triticum repens*, dans le fruit de l'Ananas, dans le jus de la Canne à sucre, dans le rhizôme de *Polypodium vulgare* etc

L'efflorescence blanche qui apparaît sur le thalle du *Laminaria saccharina* abandonné à l'air est souvent formé uniquement par des cristaux de mannite, celle-ci se retrouve d'ailleurs chez beaucoup d'Algues brunes. Mais c'est surtout chez les Champignons qu'il est répandu, il constitue souvent la plus grande partie de l'ensemble des matériaux ternaires. Son existence a été reconnue chez beaucoup de Basidiomycètes où il forme jusqu'à 20 % de la substance sèche, c'est surtout l'hyménium qui en est abondamment pourvu

BOURQUELOT a montré que c'est surtout dans les chapeaux ayant atteint tout leur développement que la mannite est abondante, dans de jeunes chapeaux de différentes espèces de Lactaire, Bolet et Amanite, tués rapidement par l'eau bouillante ou le chloroforme, on n'observe pas de mannite, mais seulement du trehalose, sucre sur lequel nous reviendrons, la mannite n'apparaît et ne remplace le trehalose que lorsque les chapeaux sont âgés ou que, prélevés à l'état jeune, on les soumet à une dessiccation trop lente. Dans d'autres espèces

d'ailleurs (*Russula Queletii*, *R. adusta*, *Cantharellus tubiformis*) la mannite existe déjà en abondance, et à l'exclusion du trehalose, dans les jeunes chapeaux.

La mannite existe aussi dans beaucoup d'espèces de *Penicillium* et d'*Aspergillus*, chez lesquels on retrouve la même filiation avec le trehalose que nous venons de signaler à l'occasion des Basidiomycètes

Signalons rapidement l'existence d'heptites chez les végétaux. La perseite a été isolée des feuilles, du pericarpé et des graines jeunes de l'Avocatier (*Persea gratissima*), la volemite, découverte par BOURQUELOT dans le *Lactarius volema*, se rencontre aussi dans le rhizôme de plusieurs espèces de *Primula*

À côté des alcools polyatomiques précédents, à chaîne ouverte, on connaît, sans qu'il soit nécessaire d'y insister, des alcools polyatomiques cycliques existant à l'état naturel chez les végétaux, c'est le cas de la quercite, contenue dans les glands ainsi que dans les jeunes pousses du Chêne, sa formule est $C^6H^{17}(OH)^5$. À cette catégorie appartiennent également les inosites $C^6H^6(OH)^6$ telle que la pinite, qui se trouve dans l'exsudation du *Pinus Lambertiana* et celles qu'on a signalées chez le Haricot, la Pomme de terre, l'Asperge, le Fiène, le Noyer, la Vigne

B — MONOSACCHARIDES

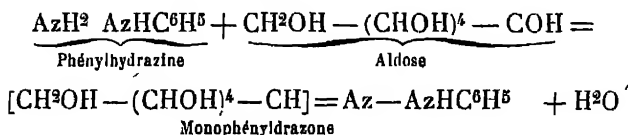
La catégorie des monosaccharides, monoses ou sucres réducteurs, correspond à des substances beaucoup plus répandues chez les végétaux que les

alcools polyatomiques, comme eux ils sont dissous dans le suc cellulaire, solubles dans l'eau ils le sont peu dans l'alcool et pas du tout dans l'éther, ils ont reçu la dénomination de sucres réducteurs du fait de l'existence dans leur molécule de la fonction aldéhyde (aldoses) ou de la fonction cétone (cetoses) venant remplacer une des fonctions alcool. C'est ainsi que les sels de cuivre sont réduits par les monosaccharides, on emploie particulièrement pour réaliser cette réduction la liqueur de Fehling ou liqueur cupropotassique, constituée par une solution potassique de tetraté double de cuivre et de potassium, cette solution, portée à l'ébullition en présence d'un monosaccharide, donne naissance à un précipité rouge d'oxyde cuivreux. On peut se servir de cette réaction microchimiquement pour déceler dans un tissu l'existence de sucres réducteurs, mais elle ne permet pas d'établir la localisation par suite de la diffusion facile des sucres, on l'emploie surtout pour le dosage des solutions de sucres.

Les sels de bismuth sont également réduits par les monosaccharides, c'est ainsi qu'une solution de monose quelconque, chauffée en présence de sous-nitrate de bismuth et de soude, donne naissance à une coloration brune, pouvant aller jusqu'au noir, et due à la formation de bismuth métallique.

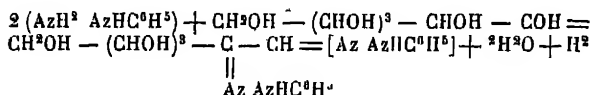
De même les sels d'or et ceux d'argent sont réduits par les monosaccharides en solution alcaline, c'est une manière d'obtenir sur une paroi de verre le dépôt d'argent métallique et par suite la formation d'un miroir.

La façon dont se comportent les sucres de cette catégorie vis à vis de la phénylhydrazine est importante à considérer parce qu'elle permet de caractériser et d'isoler les différents sucres réducteurs. En présence d'une solution d'acetate de phénylhydrazine acidifiée par l'acide acétique les monosaccharides réagissent à froid en donnant naissance à une monophénylhydrazone qui provient de la combinaison d'une molécule de phénylhydrazine et d'une molécule de monosaccharide, avec élimination d'eau, suivant la formule



Ces différentes hydrazones n'ont pas un grand intérêt pour le physiologiste, elles sont généralement solubles à la température où elles se forment, il n'y a guère que l'hydrazone du mannose qui fasse exception à cette règle et qui serve par cela même à caractériser le sucre correspondant.

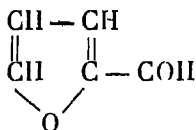
Mais, si on opère en présence d'un excès de phénylhydrazine et à 100° au bain marie, la molécule du monosaccharide se soude à deux restes de phénylhydrazine pour donner naissance à une diphenylhydrazone ou osazone, la réaction peut s'écrire



l'hydrogène reagissant sur la phenylhydrazine pour donner de l'aniline $AzH^2 C^6H^5$ et de l'ammoniaque

Ces osazones donnent, les unes à chaud, les autres à froid, un précipité jaune cristallin, leurs conditions de solubilité, leurs formes cristallines, leurs points de fusion servent à les différencier et par suite à caractériser le monosaccharide qui leur a donné naissance. Traités par l'acide chlorhydrique elles donnent du chlorhydrate de phénylhydrazine et une osone qui ne diffère du sucre générateur de l'osazone que par le remplacement d'une fonction alcool primaire par une fonction aldéhyde, si on traite enfin l'osone par l'hydrogène naissant, résultant de l'action du zinc pulvérisé sur l'acide acétique, le sucre se trouve régénéré.

Signalons enfin l'existence de réactions colorées qui peuvent servir à mettre en évidence l'existence, dans un tissu déterminé, de monosaccharides ou de substances capables d'en produire en présence des acides, elles se rapportent à la formation de substances du groupe du furfurol (aldéhyde pyromucique) correspondant à un noyau cyclique



Une solution de sucre réducteur, à laquelle on ajoute quelques gouttes d'une solution alcoolique d' α -naphтол et 1-2 volumes d'acide sulfurique concentré, donne naissance à froid à une coloration violette, disparaissant d'ailleurs assez rapidement

pour devenir d'un brun sale, si on étend d'eau et qu'on ajoute de la potasse on obtient une belle coloration jaune d'or

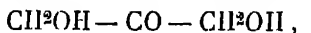
Si on remplace l' α -naphтол par du thymol la coloration est rouge carmin, en présence de phloroglucine et d'acide chlorhydrique à chaud on obtient avec les monosaccharides une coloration rouge

Tous les monoses deviennent le plan de la lumière polarisée, tantôt vers la droite (dextrogyres), tantôt vers la gauche (lévogyres), le pouvoir rotatoire d'un sucre permet de le caractériser et d'en effectuer le dosage

Tous les monoses sont capables de fermenter sous l'action de la levure de bière et la quantité de gaz carbonique dégagé ou d'alcool produit peut également servir à une évaluation approchée de la teneur en sucres réducteurs d'une solution ou d'un organe végétal

Suivant le nombre d'atomes de carbone contenus dans la molécule des monosaccharides on distingue les trioses, les tétroses, les pentoses et les hexoses

Les trioses comprennent l'aldéhyde glycérique $\text{CH}^2\text{OH} - \text{CHOH} - \text{COH}$ et la dioxyacétone



on ne les connaît pas à l'état libre à l'intérieur des végétaux, on n'a pas non plus signalé de tétroses comme produits immédiats des plantes, mais l'apiose a pu être isolé d'un glucoside du Céleri.

a Pentoses $C^5H^{10}O^5$

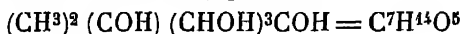
Il n'existe pas davantage de pentoses à l'état libre, mais ces sucres sont intéressants à considérer parce qu'ils contribuent à former des substances très répandues chez les végétaux et que nous considérerons plus loin. Les deux pentoses les plus connus sont des aldoses, l'arabinose et le xylose.

La coloration rouge que donne la phloroglucine en solution chlorhydrique en présence des sucres réducteurs est particulièrement intense avec les pentoses, avec l'orcin dissoute dans l'acide chlorhydrique les pentoses donnent à l'ébullition une coloration bleu violacé alors que les hexoses déterminent une coloration rouge, si au réactif précédent on ajoute un peu de perchlorure de fer il se produit une coloration verte. On obtient ces réactions avec les substances, gomme arabique, gomme de bois, dans la constitution desquelles entre un pentose et qui se trouvent être dédoublées par l'acide chlorhydrique à chaud.

Le rhamnose est une substance sucrée qui se trouve engagée dans des combinaisons que nous apprendrons à connaître sous le nom de glucosides, c'est ainsi que le quercétin du bois du querciton, la franguline, l'hesperidine donnent par décomposition du rhamnose dont la formule centésimale est $C^6H^{12}O^6$, il s'agit d'un méthylpentose $CH^3(CHOH)^4COH$. On a signalé le rhamnose à l'état libre dans les tubercules de *Convolvulus*.

Scammonia, qui contiennent d'ailleurs des glucosides à base de rhamnose

De même le digitalose obtenu à partir de la digitaline serait un diméthylpentose



b Hexoses $\text{C}^6\text{H}^{12}\text{O}^6$

Les hexoses sont les monosaccharides de beaucoup les plus importants, on peut dire qu'il n'est guère de cellule végétale qui n'en contienne. Ceux qui intéressent le plus les physiologistes sont les suivants :

Le glucose, aldose de la sorbite, encore connu sous le nom de sucre de raisin, de sucre de fécule ou encore de sucre de chiffons, est très fréquent et très abondant dans les fruits, le raisin en contient de 10 à 30 %, les prunes 3 %, il existe dans le nectar secreté par les fleurs et on le rencontre chez les Champignons.

Soluble dans l'eau (80 % à 15°), il est également soluble dans l'alcool absolu (2 % à 15°, 30 % à l'ébullition), il n'est pas altéré en solution aqueuse à l'ébullition en présence d'acide chlorhydrique à 1 %.

Son osazone est insoluble dans l'eau à chaud et se présente sous la forme de longues aiguilles groupées en épis, fondant à 230°, elle est soluble dans l'alcool. Le glucose est dextrogyre et de ce fait on l'appelle quelquefois dextrose, son pouvoir rotatoire, peu variable avec la température est, pour la flamme du sodium, $[\alpha]_D = +52^\circ$

Le lévulose, cetose de la mannite, encore appelé fructose ou sucre de fruits, accompagne très fréquemment le glucose, il existe particulièrement en abondance dans les fruits acides, tels que la Tomate, les Pommes, ses propriétés de solubilité sont de même ordre que celles du glucose

L'osazone à laquelle le levulose donne naissance est identique à la glucosazone, on peut distinguer le levulose du glucose par la méthylphénylhydrazine qui donne avec le levulose une méthylphénylosazone alors qu'il ne s'en produit pas avec le glucose. Le lévulose est d'autre part beaucoup plus sensible à l'action de l'acide chlorhydrique, on peut considérer qu'après 3 heures d'ébullition, en présence d'acide chlorhydrique étendu, un mélange de glucose et de levulose ne contient plus que le premier sucre et on a proposé cette méthode pour évaluer la proportion des deux sucres.

Si on représente par 100 le pouvoir réducteur du glucose vis à vis de la liqueur cupropotassique, celui du levulose est un peu inférieur et égal à 96.

Le nom de levulose provient de la propriété lévogyre de ce sucre, son pouvoir rotatoire pour la flamme du sodium est $[\alpha]_D = -90^\circ$ à 15° , il est d'ailleurs assez variable avec la température et la formule $[\alpha]_D = -101^\circ + 0,56 t$ exprime cette dépendance. De plus le levulose présente le phénomène de *birotation*, qui consiste en ce que le pouvoir rotatoire qui vient d'être indiqué n'est applicable qu'à des solutions faites au moins depuis 24 heures, immédiatement après avoir été effectuée la solution présente un pouvoir rotatoire de -104° à 15° et

celui-ci diminue progressivement pour devenir constant lorsqu'il atteint la valeur de -90°

Le galactose, aldose de la dulcité, provient de la transformation de différentes substances que nous apprendrions à connaître sous le nom de gommes, mucilages, on l'a quelquefois signalé à l'état libre, par exemple dans les feuilles de Lievre et les graines de Lupin, il est dextrogyre, avec pouvoir rotatoire définitif $[\alpha]_D = +83^{\circ}$, alors qu'une solution fraîche a un pouvoir rotatoire de $+117^{\circ}$

Son pouvoir reducteur est de 93, son osazone fond à 210° ; on le caractérise le plus souvent par la propriété qu'il a de donner naissance, par oxydation sous l'action de l'acide nitrique à chaud, à de l'acide mucique très peu soluble dans l'eau

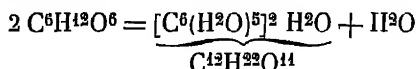
Le mannose n'a guère d'importance que par les combinaisons dans lesquelles nous le verrons entrer. Son hydrazone, nous l'avons vu, est insoluble dans l'eau froide. Il est dextrogyre

Le sorbose, qui existe dans le jus des fruits du Sorbier, du Cerasier et du Pommier, est le résultat d'une fermentation bactérienne du sucre naturel, la sorbite, dont il est une cétose, il existe aussi d'ailleurs dans les fruits du sorbier au moment où ceux-ci commencent à se colorer en jaune

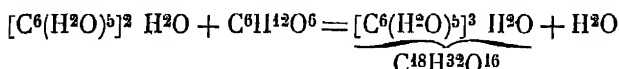
La bactérie du sorbose, agissant sur la perseite, heptite du *Persea gratissima*, amène de la même manière la transformation de cet alcool polyatomique en un heptose, le perséolose.

C — POLYSACCHARIDES

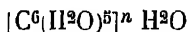
Nous avons dit que cette troisième catégorie de sucres présente la fonction éther-oxyde, ils résultent de la combinaison de plusieurs molécules de monosaccharides s'unissant deux à deux avec élimination d'une molécule d'eau. Les plus simples résultent de la combinaison de 2 molécules de monoses suivant la formule ci-dessous, supposant qu'il s'agisse de deux hexoses,



il s'agit alors de disaccharides, ceux-ci peuvent à leur tour se combiner à une nouvelle molécule d'un monosaccharide, avec élimination d'une molécule d'eau



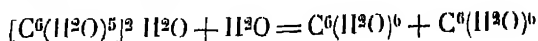
On a ainsi des trisaccharides, de la même manière se constituent des tétrasaccharides $[\text{C}^6(\text{H}^2\text{O})^5]^4 \text{H}^2\text{O}$ et plus généralement des polysaccharides complexes résultant de la condensation de n molécules de monosaccharides et répondant à la formule



Inversement, lorsqu'on chauffe une solution de polysaccharide à 100°, en présence d'un acide minéral énergique, mais étendu (par exemple 1 % d'acide chlorhydrique ou sulfurique), le sucre en question se simplifie en fixant de l'eau et redonne

naissance aux monosaccharides qui entrent dans sa constitution

C'est ainsi qu'un disaccharide fixe une molécule d'eau et donne deux molécules de monoses, semblables ou différentes



Cette transformation a reçu le nom d'*hydrolyse* et de ce fait on appelle quelquefois les polysaccharides des sucres hydrolysables

Les polysaccharides réduisent ou non la liqueur cupropotassique, suivant que dans leur molécule subsiste ou non la fonction aldéhyde (la fonction cétone n'y existe jamais).

Ils ne sont pas directement fermentescibles; la levure de bière produit bien une fermentation à partir de certains d'entre eux, mais ce n'est qu'après avoir effectuée leur transformation préalable en monosaccharides

1 Disaccharides

L'un des plus répandus dans le monde végétal est le saccharose, c'est le sucre de canne ou de betterave, qui existe dans un grand nombre de feuilles, dans la sève des tiges ligneuses (Bouleau, Érable), dans plusieurs graines (Pois, Arachide, Noix, Sarrasin) et dans la plupart des fruits qui ne sont pas très acides (Fraises, Abricots, Oranges, Pommes mûres)

Il n'est pas réducteur, il n'existe donc pas de fonction aldéhyde dans sa molécule et, si la formule

cupropotassique pour doser indirectement le saccharose

C'est cette hydrolyse que produit la levûre de bière avant d'effectuer la fermentation alcoolique, mais nous verrons que l'agent qui intervient est alors très différent d'un acide

Traité par la phénylhydrazine le saccharose donne l'osazone du glucose; ici encore il y a doublement préalable.

Le maltose est également très fréquent chez les plantes, on le trouve en particulier très souvent dans les feuilles il est soluble dans l'eau et dans l'alcool absolu; il est réducteur et son pouvoir réducteur est de 66, c'est à dire les $\frac{2}{3}$ de celui du glucose

Son osazone est insoluble dans l'eau froide, mais soluble dans l'eau chaude et dans l'alcool méthylique, alors que la glucosazone est insoluble dans ces diverses conditions, fondant à 206° elle cristallise en lamelles.

Les acides minéraux étendus déterminent l'hydrolyse du maltose qui est d'ailleurs moins facile que celle du saccharose (elle nécessite un temps plus long, une concentration plus grande de l'acide ou encore une température plus élevée), le produit résultant est uniquement constitué par du glucose, 342 grammes de maltose donnent ainsi 360 grammes de glucose, le pouvoir réducteur passe aussi par l'hydrolyse de 66 à 105,26, c'est à dire, d'une manière approchée, de 2 à 3

Le maltose est dextrogyre, les solutions récentes présentent un pouvoir rotatoire de $+120^{\circ}$, puis

celui-ci augmente et devient constant lorsqu'il atteint la valeur de $+144^\circ$. Par hydrolyse la rotation passe de $+144^\circ$ à $+53^\circ 8'$, c'est à dire sensiblement de 3 à 1. Le maltose est indirectement fermentescible.

Le lactose est très rare dans les végétaux à l'état libre, on l'a signalé par exemple dans le suc du Sapotillier (*Achras Sapota*), il est réducteur et son pouvoir réducteur est de 70. Son osazone, fondant à 200° , est insoluble à froid, mais soluble à chaud dans l'eau. Son pouvoir rotatoire est $[\alpha]_D = +55^\circ 2'$ ($+83^\circ$ pour les solutions récentes).

Par hydrolyse il donne naissance à des poids égaux de glucose et de galactose.

Il n'est fermentescible ni directement ni indirectement.

Signalons comme dernier disaccharide le tréhalose, découvert dans des nids d'insectes de Perse, désignés sous le nom de coques de Tréhala, ces matériaux en contiennent 25 %, le tréhalose existe aussi chez les Champignons (Mucorinées, Myxomycètes, Basidiomycètes, Ergot de seigle) et joue dans ce groupe végétal un rôle très important, nous avons déjà indiqué sa présence à côté de la mannite, cet alcool polyatomique paraissant provenir du disaccharide en question. Les chapeaux d'*Amanita muscaria* contiennent jusqu'à 10 de tréhalose pour 100 de leur poids de matière sèche.

Le tréhalose est réducteur et donne, comme le maltose, par inversion deux molécules de glucose.

Tous les disaccharides que nous venons de considérer et qui sont de beaucoup les plus importants

2361

-631.371 N2

donnent à l'hydrolyse deux molécules d'hexoses, il en existe aussi dans la constitution desquels entrent des pentoses, c'est ainsi que le **vicianose** donne par dédoublement du glucose et de l'arabinose, de même le **primevérose** est un sucre existant dans les Primevères et qu'on doit considérer comme formé à partir de glucose et de xylose. Au cours de l'hydrolyse de la gomme arabique on a obtenu des dipentoses, mais qu'on n'a pas jusqu'ici rencontrés à l'état libre chez les végétaux.

2 Trisaccharides

Les trisaccharides $[C^6(H^2O)^5]_3.H^2O$ sont moins importants que les disaccharides pour le physiologiste, mais ils ont l'intérêt de former une transition vers les polysaccharides complexes.

Le **raffinose** a été trouvé dans la manne d'*Eucalyptus* australiens, dans l'embryon du Ble, dans le jus de la Betterave. Si on traite sa solution à chaud par un acide peu énergique, tel que l'acide acétique, on opère une première hydrolyse aboutissant à la formation de levulose et d'un disaccharide, le **mélubiose**, l'hydrolyse à l'acide chlorydrique dédouble à son tour ce dernier et le transforme en glucose et galactose, finalement le raffinose aboutit à la formation de poids égaux de lévulose, de glucose et de galactose, trois monosaccharides différents entrent donc dans sa constitution.

Un second trisaccharide, le **mélézitose**, représente 40 % de la miellée du Tilleul et existe dans la Manne de Briançon, secretée par le Melèze, ainsi que dans la Manne du Turkestan, provenant de

l'*Alhagi Maurorum*, Papilionacée des steppes Une hydrolyse faible aboutit à la formation de glucose et de *turanose*, ce disaccharide se dedouble a son tour en deux molecules de glucose, si bien que l'hydrolyse complete ne produit qu'un seul monosaccharide

Citons encore le **gentianose** qui donne à l'hydrolyse faible du levulose et du *gentiobiose*, lequel est dédouble en deux molecules de glucose

Certains trisaccharides sont constitués, au moins en partie, par du rhamnose, c'est à dire par un méthylpentose, c'est ainsi que le **rhamnino**se donne sous l'action des acides à chaud une molécule de galactose et deux molécules de rhamnose, il en résulte que la formule du rhamninose est $C^{18}H^{32}O^{14}$ alors que les trisaccharides a base unique d'hexoses ont la formule $C^{18}H^{32}O^{16}$

3 Tétrасaccharides

Le plus important de ces sucres est le **stachyose** existant dans les tubercules du Crosne du Japon (*Stachys tuberifera*), on le retrouve chez beaucoup de Labiées et chez le Jasmin Une hydrolyse faible donne du lévulose et un trisaccharide, le *manninotriose*, qu'on rencontre dans la Manne du Frêne, ce trisaccharide donne à son tour une molecule de glucose et deux de galactose.

Le **verbascose**, existant dans les racines du *Verbascum Thapsus*, est un isomere du stachyose

Le **lupéose**, signale dans les graines de *Lupinus luteus*, est un tetra ou un hexasaccharide forme par la condensation de levulose et de galactose.

4. Polysaccharides complexes

Ils sont constitués, comme toutes les substances précédentes, par la condensation de plusieurs molécules de monosaccharides, identiques ou différents, mais le nombre n de ces molécules est indéterminé, la forme des polysaccharides complexes est $[C^6(H^2O)^5]^n H^2O$. Il s'agit de substances ayant une grande importance en physiologie végétale et du type est l'amidon.

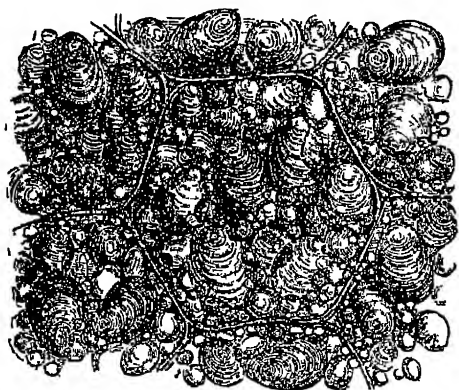
a Amidon

Avec l'amidon on n'a plus à faire à une substance dissoute, comme toutes les précédentes dans le cytoplasme cellulaire, mais à de petits corps solides figurés par les grains d'amidon. Ce polysaccharide ne se trouve par défaut que chez les Champignons, les Algues brunes, les Diatomées et les Cyanophycées. Il existe dans les feuilles, les tiges, les racines, mais s'accumule surtout dans les graines et les tubercules. Dans ce dernier cas on le désigne sous le nom de fécule. Le grain de Blé contient 70 %, le grain de Riz 85 % d'amidon, dans le tubercule de la Pomme de terre il en existe 25 % de matière fraîche.

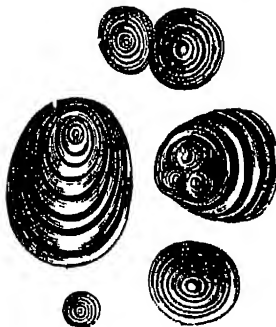
On extrait facilement l'amidon par trituration et lavage à l'eau.

Les grains d'amidon se constituent dans le cytoplasme et à l'intérieur d'organites spéciaux, les leucites qui sont, les uns colorés en vert par la chlorophylle (chloroleucites), les autres incolores (amylolucites), lorsque le grain est devenu très volumineux le leucite n'est plus facilement apparent.

à la périphérie et il paraît libre dans le cytoplasme
La forme des grains d'amidon et leurs dimensions



A



B

Fig 3 — A Cellules du tubercule de la Pomme de terre remplies de grains d'amidon, B grains d'amidon de la Pomme de terre isolés, celui de droite est composé

moyennes (de quelques μ à 100 μ) sont très variées,

elles sont caractéristiques de chaque espèce végétale, les figures 3 et 4 en donnent une idée, souvent simples, ils peuvent avoir une forme ovoïde, mais s'ils sont très nombreux dans une même cellule, ils arrivent à se comprimer les uns les autres et acquièrent, c'est le cas pour le Maïs (fig. 4, b), une forme polyédrique; des grains primitivement indépendants, arrivant au contact les uns des autres,

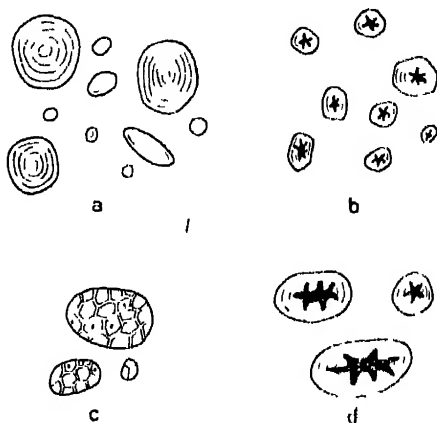


Fig. 4 — Grains d'amidon du Ble (a), du Maïs (b), de l'Avoine (c), du Haricot (d)

peuvent (fig. 3, B à droite) présenter des zones d'accroissement communes, on a ainsi un grain composé, dans l'Avoine (fig. 4, c) il se forme toujours dans chaque leucite un grand nombre de grains d'amidon

Les grains d'amidon ne sont pas homogènes; ils sont constitués par des couches alternativement plus sombres et plus brillantes, déterminant une ligne

striation concentrique qui correspond à l'accroissement du grain à l'intérieur du leucite, cet accroissement n'a pas toujours la même intensité dans toutes les directions, si bien que souvent les premières couches formées sont situées très excentriquement dans le grain, elles constituent la région appelée *hile*.

On admet que l'alternance de couches sombres et brillantes correspond à une teneur en eau différente de la substance fondamentale, en fait elle disparaît si on déshydrate d'une manière homogène par l'action de la potasse étendue.

On peut également apercevoir, quoique avec moins de netteté, une striation radiale.

Si on observe des grains d'amidon entre deux nicols croisés à angle droit on constate que ces grains, se comportant comme une substance biréfringente, rétablissent la lumière dans le champ obscur, sauf suivant deux régions constituant, si le grain est sphérique, une croix noire très régulière, dont les bras se croisent au hile (fig 5, a). On admet pour expliquer ce fait que le grain d'amidon est constitué par une série d'éléments biréfringents se comportant comme des cristaux uniaxes, les axes étant orientés normalement par rapport à la surface des zones d'accroissement, il s'agit de sortes de sphérocristaux trichitiques, si (fig. [5] AB, CD sont les plans de polarisation des deux nicols, les particules 1 3 5 7, dont les axes se trouvent situés dans ces deux plans, ne rétablissent pas la lumière polarisée, alors que des éléments cristallins intermédiaires 2 4 6 8, rétablissent la lumière. Si le

grain d'amidon a un hile excentrique (fig 5, b) les deux bras constituant la croix noire et se croisant toujours au hile sont simplement plus ou moins déformés

A l'amidon correspond un reactif précieux et très

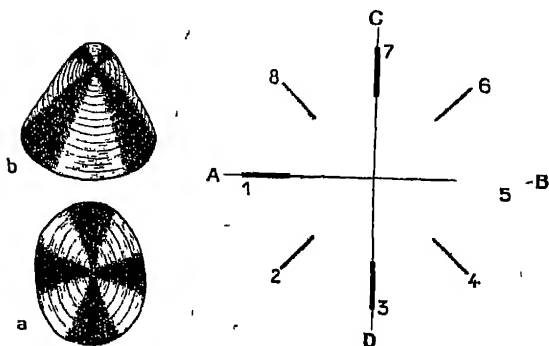


Fig 5 — Grains d'amidon présentant le phénomène de la croix noire en lumière polarisée

sensible, constitué par l'iode, une solution iodo-iodurée colore l'amidon en bleu et cette coloration disparaît à 70°, on dit souvent qu'il se constitue un iodure d'amidon sans qu'on sache s'il s'agit ici d'une véritable combinaison chimique ou d'un phénomène d'ordre physique. La réaction peut s'effectuer avec de l'amidon solide, mais elle est plus nette encore avec l'*empois d'amidon*; on entend par ce terme le produit qu'on obtient en traitant de l'amidon soit par de l'eau bouillante ou dont la température dépasse 80°, soit par les alcalis (potasse ou soude très étendue) à froid, il s'effectue dans ces condi-

tions un gonflement considérable des grains d'amidon dont le volume peut devenir plusieurs centaines de fois ce qu'il était au début, il s'agit d'un phénomène d'imbibition et on obtient ainsi une pseudosolution d'un corps colloïde, opalescente, visqueuse et précipitant par l'alcool, elle ne traverse que très difficilement et seulement partiellement les filtres de papier et de porcelaine, elle ne dialyse pas

L'amidon ne réduit pas la liqueur de FÉHLING et ne fermente pas alcooliquement

Hydrolyse On peut déterminer l'hydrolyse de l'amidon, qui s'appelle quelquefois la saccharification, en portant de l'empois à une température sensiblement supérieure à 100° , réalisée par pression à l'autoclave, ou, à la température de 100° , en faisant agir l'acide chlorhydrique à 5 %, c'est à dire à une concentration plus considérable que celle qui est suffisante pour réaliser l'hydrolyse de polysaccharides moins condensés. Au bout d'un temps d'action suffisamment long l'unique produit de l'hydrolyse est du glucose, mais il se produit une série d'hydrolyses intermédiaires qu'on peut mettre en évidence à l'aide de prises pratiquées sur le liquide à des intervalles de temps convenables

MUSCULUS a représenté l'hydrolyse de l'amidon comme s'effectuant selon les phases successives suivantes (il suffit pour écrire les réactions admises de prendre pour coefficient de condensation $n = 12$)

L'amidon donne tout d'abord naissance à une molécule de maltose et une molécule d'un corps un

don a subi certaines modifications suivant les auteurs, les uns estiment que le nombre des dextrines faisant la transition entre l'amidon et le maltose est plus considérable, BROWN et HERON en distinguent jusqu'à 9, pour d'autres au contraire elles sont moins nombreuses et on admet souvent qu'il n'en existe que deux vraiment définies, l'erythrodextrine et la dextrine proprement dite, toutes les autres constituant des melanges

A la fin de l'hydrolyse par les acides il reste un faible résidu non saccharifiable, désigné sous le nom de *farinose* et qui paraît se rapprocher des celluloses

Dans ce qui précède nous avons supposé que l'amidon est une substance chimique, non définie en ce qui concerne son degré de condensation, mais du moins unique, différentes recherches montrent, au contraire, que cette matière est constituée au minimum par deux substances assez différentes, au moins au point de vue physiologique.

Prenons de l'amidon cru et traitons-le par un alcali très étendu (par exemple de la soude à 1 %), on constate que le grain se gonfle par pénétration d'eau qui dissout la matière interne, l'enveloppe arrive à éclater et la substance interne se verse au dehors, en neutralisant par l'acide acétique l'enveloppe se contracte, ce qui contribue à la séparation des deux substances. Au bout de 24 heures, l'ensemble des enveloppes vides se dépose au fond du vase, le liquide qui surnage contenant la substance interne dissoute. On peut purifier ces deux

substances qu'on désigne, la première sous le nom d'*amylopectine*, l'autre sous celui d'*amylose*.

L'*amylopectine*, constituant pour chaque grain une série de sacs emboîtés, est insoluble dans l'eau froide, et se gonfle dans l'eau chaude, ses pseudosolutions sont visqueuses, c'est l'*amylopectine* qui donne son aspect, sa consistance et ses propriétés physiques à l'emploi, c'est elle qui obture mécaniquement les filtres. A 130° l'*amylopectine* donne une solution opalescente qui, par refroidissement, ne donne pas lieu à un précipité. L'amidon contient de 40 à 45% d'*amylopectine*.

L'*amylose* paraît être en véritable solution dans l'emploi, mais elle présente par refroidissement le phénomène de retrogradation qui se traduit par la formation d'un précipité. C'est l'*amylose* qui dans les grains d'amidon se colore en bleu franc par l'iode; l'*amylopectine* présente une coloration bleu violace.

Les deux substances se comportent, sous l'action des acides étendus à chaud, d'une manière identique en donnant du maltose et des dextrines, il est fort possible d'ailleurs qu'il existe toute une série d'intermédiaires entre l'*amylopectine* typique et l'*amylose*, l'amidon serait alors un mélange d'un très grand nombre de substances ne différant que par leur degré de polymérisation.

Variétés d'amidon — A côté de l'amidon typique que nous venons d'envisager et qui est de beaucoup le plus répandu, on a signalé des corps qui jouent le même rôle, ont une constitution chimique très analogue, mais se distinguent par la forme et la

manière dont ils se comportent vis à vis de l'iode

On a décrit dans l'Iris, le Sorgho, le Riz, les Orchidées, l'Erable, etc. , des grains d'amidon se colorant en rouge violace par l'iode, peut-être se trouve-t-on en présence de mélanges d'amidon et d'érythrodextrine.

De même chez les Algues rouges il existe des grains lenticulaires, souvent circulaires, mais pouvant avoir un contour irrégulier, ne possédant pas de striation visible, présentant le phénomène de la croix noire, se dissolvant à 75° dans l'acide chlorhydrique ou la potasse, et donnant avec l'iode une coloration rouge vineux ou violette. D'ailleurs, d'une manière générale, les polysaccharides figurés des Algues rouges et des Algues brunes paraissent assez différents de l'amidon typique des plantes supé-

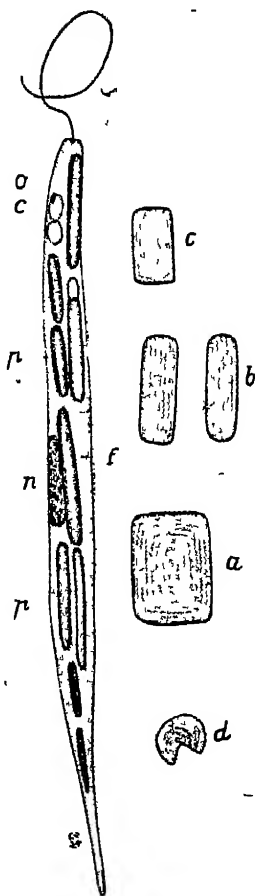


Fig 6 — Paramylon *p* dans un *Euglena*, *n*, noyau, à droite grains de paramylon grossis (*a*, *b*, *c*, *d*).

rieures Ils présentent avec ce dernier la propriété de fournir à l'hydrolyse uniquement du glucose

Chez les Euglenes et plusieurs Flagelles on trouve (fig 6) des corps de formes variées, à striation concentrique, sur lesquels l'acide chlorhydrique est sans action et qui ne se colorent pas par l'iode, leur substance constitutive a reçu le nom de *paramylon*

On a signalé chez le *Bacillus amylobacter* et le *Granulobacter butyricum* des grains bleuissant par l'iode et qui appartiennent également au groupe des matières amylacées

En résumé, quelles que soient les variations qu'il peut présenter, l'amidon est un polysaccharide complexe figuré dont l'hydrolyse aboutit à la formation d'un unique hexose, le glucose, on exprime le fait en disant que l'amidon est une hexosane et plus spécialement une *glucosane*

b Inuline

Dans les organes de réserve de beaucoup de Composées (tubercules d'*Inula*, de Topinambour, de Dahlia, racines tubérisées de Chicorée), de Campanulacées et de Lobéliacées, chez le *Leucomum* et le *Galanthus nivalis*, l'*Acetabularia*, parmi les Algues rouges, et certains Lichens, l'amidon est physiologiquement remplacé par un autre polysaccharide qui en diffère sensiblement en ce qu'il est soluble dans le suc cellulaire. Il s'agit d'ailleurs d'une pseudosolution, car la substance en question, l'inuline, est un colloïde

Pour faire apparaître l'inuline dans les cellules, il faut traiter celles-ci par de l'alcool fort qui précipite la substance sous forme de sphéro-cristaux (fig 7) offrant le phénomène de la croix noire. Elle est levogyre, alors que l'amidon est dextrogyre et ne donne avec l'iode aucune coloration.

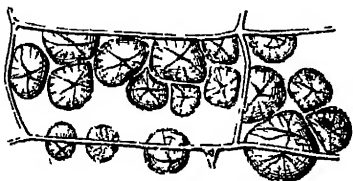


Fig 7 — Inuline précipitée par l'alcool à l'état de sphéro-cristaux dans le parenchyme d'un tubercule de Dahlia

L'hydrolyse par les acides est très aisée, beaucoup plus que celle de l'amidon, et donne naissance à du lé-

vulose, en passant par une série de produits intermédiaires homologues des dextrines, mais levogyres et appelés lévulines. Il s'agit donc avec l'inuline d'une *lévulosane*.

TANRET a montré que dans les tubercules de Topinambour il existe plusieurs sortes d'inulines que des manipulations appropriées permettent de séparer, l'auteur a pu différencier les cinq substances dont nous indiquons dans le tableau qui suit certains caractères différentiels, l'un de ces caractères est basé sur ce que les inulines donnent bien à l'hydrolyse du levulose comme produit essentiel, mais aussi de petites quantités de glucose, variables précisément avec les différentes inulines.

	Poids moléculaire	Pouvoir rotatoire	glucose levulose	Point de fusion
Inuline	4827	— 39°5	0 06	178°
Pseudoinuline	2610	— 32°2	0 13	175°
Inuléine	1645	— 29°6	0 15	—
Hélianthénine	1924	— 23°5	0 22	176°
Synanthrine	1319	— 17°	0 21	170°

On a signalé des corps analogues, donnant du lévulose par hydrolyse, mais plus solubles, possédant un pouvoir rotatoire plus faible et donnant moins facilement des spheerites sous l'action de l'alcool, telles sont la *phléine*, la *tritucine*, la *graminine*, la *scilline*, l'*irisine*, dont les noms indiquent suffisamment la provenance

c Dextrines

Les dextrines et les levulines que nous avons vues apparaître au cours de l'hydrolyse de l'amidon et de l'inuline peuvent s'observer à l'état libre chez les végétaux et, parmi les dextrines, vient se ranger une substance très importante en physiologie animale, le **glycogène**. Alors qu'il n'est pas connu chez les plantes supérieures, il est au contraire très répandu dans le groupe des Champignons où il joue le rôle de l'amidon et des substances analogues. On l'a signalé chez les Myxomycètes, les Mucorinées, les Ascomycètes (la Truffe en contient 31 % du poids de matière sèche, les Levures jusqu'à 40 %), les Basidiomycètes (14 % dans l'*Amanita muscaria*, 20 % dans le *Phallus impudicus*), c'est également une forme de glycogène que contiennent les Cyan-

phycées (*Anabænine*) et plusieurs espèces de Bactéries

On peut déceler la substance en question par la coloration à la safranine d'objets fixés au tannin et au bichromate de potassium, avec l'iode le glycogène donne une coloration brun acajou, disparaissant comme celle de l'amidon vers 70° C'est un colloïde soluble dans l'eau, insoluble dans l'alcool, les solutions aqueuses sont fortement opalescentes, son pouvoir rotatoire $[\alpha]_D = +200^\circ$ est très voisin de celui de l'érythrodextrine, il ne réduit pas la liqueur du Fehling

En présence de l'acide chlorhydrique à 5 % l'opalescence disparaît et le glycogène se transforme en dextrines plus simples, en maltose, puis en glucose

On a appelé paraglycogène une substance qui se rencontre chez certaines Bactéries, qui se colore par l'iode à la façon du glycogène, mais n'est pas soluble dans l'eau, il s'agit peut-être d'une des nombreuses substances qui apparaissent intermédiaires entre le glucose et l'amidon et qui ne sont connues que par des réactions microchimiques

Chez les Algues brunes KYLIN a caractérisé un polysaccharide assez répandu dans ce groupe de végétaux, la laminarine, qui joue le rôle de l'amidon mais peut être considérée comme une dextrine lévogyre, fournissant encore du glucose par dedoublement, M^{me} GRUZWSKA vient de montrer que la laminarine du *Laminaria flexicaulis* résiste à 100° aux alcalis et que son hydrolyse par les acides est beaucoup plus lente que celle des dextrines ordinaires, il faut employer de l'acide chlorhydrique

à 6 % et le faire agir pendant 30 minutes à 120° pour obtenir la transformation à peu près complète en glucose

Ces exemples suffisent pour montrer qu'il existe entre l'amidon des plantes supérieures et les dextrines les plus simples toute une série d'intermédiaires, ne différant que par un degré de polymérisation variable, mais plus faible que celui de l'amidon, et jouant dans les végétaux où on les rencontre un rôle identique à celui qui revient à l'amidon typique

d Celluloses

Avec les celluloses nous arrivons au contraire à un groupe de polysaccharides de poids moléculaires plus élevés que celui de l'amidon ; il s'agit d'une série de substances solides, constituant la matière fondamentale des membranes cellulaires, qui sont en effet, très généralement chez les végétaux, épaisses et rigides. Les celluloses ont la même structure trichitique que l'amidon, sont par suite comme ce dernier biréfringentes et présentent le phénomène de la croix noire, facile à mettre en évidence sur des coupes transversales de fibres, éléments dont la paroi est particulièrement épaisse.

Les celluloses sont plus difficilement hydrolysables que l'amidon ; il faut pour réaliser leur doublement faire agir les acides à une concentration plus considérable, l'unique produit final de cette opération est le glucose ; mais, comme pour l'amidon, on passe par une série d'intermédiaires et en particulier par une substance, l'*hydrocellulose* ou

amyloïde, qui se colore en bleu par l'iode, comme l'amidon, et qu'on peut considérer comme la cellulose la moins condensée, ce serait elle qui existe dans les cellules jeunes.

La coloration en bleu de la cellulose peut se réaliser à froid en faisant agir, en présence d'iode, un acide concentré tel que l'acide sulfurique, l'acide phosphorique, ou encore le chloroiodure de zinc.

On a signalé aussi comme produit avancé du dédoublement de la cellulose un disaccharide, le cellose.

Suivant la facilité plus ou moins grande qu'elles présentent à l'hydrolyse, on a distingué un certain nombre de catégories de celluloses.

La cellulose proprement dite, insoluble dans la plupart des réactifs, se dissout dans le liquide de SCHWARTZ, oxyde de cuivre ammoniacal; elle en est précipitée par l'eau, les acides étendus ou des deshydratants tels que le saccharose et l'alcool. On peut l'obtenir cristallisée par de telles précipitations et la chose a été en particulier réalisée d'une manière microchimique; il suffit, pour y arriver, de traiter des coupes de Radis par une solution d'oxyde de cuivre ammoniacal, au bout de 12 heures on remplace le liquide par de l'ammoniaque qu'on renouvelle jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de coloration bleue; on lave ensuite à l'eau distillée, il se produit alors des masses cristallines, sous forme de sphérites occupant l'emplacement des membranes (fig. 8).

Traité à chaud par un mélange d'acide azotique et de chlorate de potassium (réactif de SCHULZE) la

amyloïde, qui se colore en bleu par l'iode, comme l'amidon, et qu'on peut considérer comme la cellulose la moins condensée, ce serait elle qui existe dans les cellules jeunes

La coloration en bleu de la cellulose peut se réaliser à froid en faisant agir, en présence d'iode, un acide concentré tel que l'acide sulfurique, l'acide phosphorique, ou encore le chloroiodure de zinc.

On a signalé aussi comme produit avancé du dedoublement de la cellulose un disaccharide, le cellose

Suivant la facilité plus ou moins grande qu'elles présentent à l'hydrolyse, on a distingué un certain nombre de catégories de celluloses

La cellulose proprement dite, insoluble dans la plupart des réactifs, se dissout dans le liquide de SCHWEITZER, oxyde de cuivre ammoniacal, elle en est précipitée par l'eau, les acides étendus ou des déshydratants tels que le saccharose et l'alcool. On peut l'obtenir cristallisée par de telles précipitations et la chose a été en particulier réalisée d'une manière microchimique, il suffit, pour y arriver, de traiter des coupes de Radis par une solution d'oxyde de cuivre ammoniacal, au bout de 12 heures on remplace le liquide par de l'ammoniaque qu'on renouvelle jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de coloration bleue, on lave ensuite à l'eau distillée, il se produit alors des masses cristallines, sous forme de sphérites occupant l'emplacement des membranes (fig 8)

Traite à chaud par un mélange d'acide azotique et de chlorate de potassium (réactif de SCHULZE) la

cellulose ordinaire s'oxyde et aboutit à la formation d'acide oxalique, enfin elle fixe un certain nombre de colorants acides (hématoxyline, rouge Congo, benzopurpurine, deltapurpurine) et apparaît par suite comme ayant des propriétés basiques



Fig 8 — Sphérites cristallins de cellulose obtenus artificiellement dans des cellules de parenchyme de Radis

Ces réactions colorantes de la cellulose ne se produisent plus lorsque la membrane est imprégnée de lignine, de cutine ou de subérine, mais si on vient par des traitements appropriés à détruire ou à enlever les substances surajoutées, les

réactions se produisent à nouveau, c'est ce qui se passe pour les tissus du bois soumis à l'action de l'eau de JAVEL ou du réactif de SCHULZE

C'est la cellulose proprement dite qui forme la paroi des fibres du Lin, du Coton, la moelle d'*Helianthus*, etc

On a désigné sous le nom de paracelluloses des substances qui sont fréquemment associées aux précédentes, qui sont plus condensées, insolubles dans le réactif de SCHWITZER et ne se colorent pas en présence de l'iode et de l'acide sulfurique

Elles peuvent être ramenées à l'état de celluloses proprement dites à l'aide d'un traitement prolongé par les acides étendus.

Les métacelluloses ont un poids moléculaire encore plus considérable et se rencontrent surtout chez les Champignons (Basidiomycètes et Ascomycètes), elles ne sont pas ramenées à l'état de celluloses proprement dites par les acides étendus, il est nécessaire pour arriver à ce résultat de faire agir pendant plusieurs semaines de la potasse concentrée.

Nous avons dit qu'inversement les hydrocelluloses sont plus simples que toutes les substances précédentes, elles bleuissent directement par l'iode, c'est dans cette catégorie que vient se ranger la lichénine qui existe dans les hyphes de *Cetraria*, les asques de *Peltigera*.

D'une manière tout à fait accidentelle on a signalé des cas où la cellulose se constitue ailleurs que dans la membrane cellulaire, c'est ainsi que dans les cellules d'une Algue (*Phytophysa Treubii*), parasite de certains Urticées (*Pilea*), existent des grains de cellulose colorables par l'iode et l'acide sulfurique. Dans certaines Saprolégniées (*Leptomitius lacteus*) se trouvent de même des grains de celluline (fig 9), constitués par une paracellulose, il en est de même des grains de fibrosine



Fig 9
Grains de celluline dans un *Leptomitius* (Saprolégnée).

contenus dans les spores du *Podosphaera Oxyacanthæ* (Erysiphée)

e Diverses autres catégories de polysaccharides complexes

Tous les polysaccharides complexes précédents fournissent à l'hydrolyse des hexoses, ce sont des hexosanes, les amidons, les dextrines, les celluloses sont des glucosanes, les inulines et les levulines des levulosanes. Il existe en outre de très nombreux polysaccharides complexes chez les végétaux et formes par la condensation d'autres hexoses que les deux précédents, ce sont en particulier les *mannanes* dérivant du mannose, les *galactanes* dérivant du galactose, les *mannogalactanes* dérivant à la fois de mannose et de galactose.

Les **mannanes** constituent en particulier des substances qui, histologiquement, se confondent avec les celluloses, car, comme ces dernières, elles contribuent à la formation des parois cellulaires, on les rencontre surtout dans les graines où elles forment une réserve (Luzerne, Caroubier, Févier, Dattier et nombreux Palmiers), on les a souvent désignées sous le nom d'**hémicelluloses**, elles se dissolvent facilement dans les acides étendus bouillants (1 % d'acide chlorhydrique par exemple); elles donnent ou non une coloration bleue par les acides et l'iode. À l'hydrolyse elles donnent naissance à du mannose, mais peuvent fournir aussi du glucose ou du galactose.

Comme type de **galactanes** nous citerons la

gelose ou agar-agar, existant dans la membrane de diverses Algues rouges ou brunes (*Gelidium spiriforme*, *Fucus islandicus*...) et dont on connaît l'emploi en bactériologie

D'autres polysaccharides complexes aboutissent par hydrolyse à la formation de pentoses, on les appelle des **pentosanes** Suivant qu'ils dérivent de l'arabinose ou du xylose, on a affaire à des *arabanes* ou à des *xylanes*, c'est ainsi que la substance connue sous le nom de *gomme de bois* et qu'on extrait de la membrane des cellules constitutives du bois est une xylane

On peut préparer la xylane en épuisant de la sciure de bois d'Angiosperme par plusieurs eaux chaudes, traitant à plusieurs reprises par de l'ammoniaque à 2 %, lavant à l'eau chaude, puis mettant à digérer dans une solution de soude à 5 %, la xylane sodée se précipite ensuite par l'alcool et est traitée par l'acide acétique, le produit redissous dans l'eau est neutralisé par du carbonate de sodium, puis précipité à nouveau par l'alcool et séché Le bois peut contenir jusqu'à 16 % de xylane, on en trouve de 10 à 15 % dans la paille

Enfin il arrive fréquemment que des polyoses complexes dérivent à la fois d'hexoses et de pentoses, tels sont les *arabinogalactanes*, les *xyloglucosanes*, etc., c'est ainsi que chez plusieurs graines (Capucine, Pivoine, Balsamine) (fig. 10), on observe des membranes cellulaires qui se colorent directement par l'iode, on en peut extraire par l'eau bouillante une galactoarabane qui précipite par l'alcool en une gelée incolore

La plupart des substances appelées *gommes* résultent de modifications de la membrane cellulaire, le type en est la *gomme arabique* produite par plusieurs espèces d'*Acacia* ; solubles dans

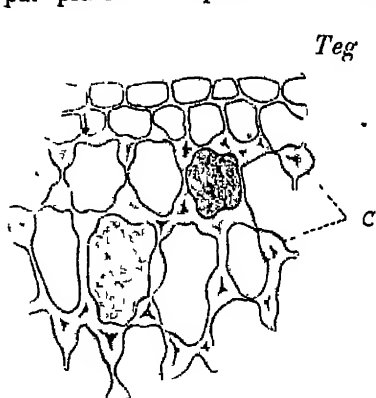


Fig 10 — Coupe transversale de la région externe d'une graine de Balsamine, *Tég* tégument, *C*, membranes épaissies constituées par une galactarabane de réserve

l'eau et insolubles dans l'alcool, elles donnent à l'ébullition avec des acides minéraux étendus de l'arabinose et du galactose

Par l'action de l'acide azotique à chaud, toutes les gommes donnent naissance à de l'acide mucique, $\text{CO}^2\text{H} - (\text{CHOH})^6 - \text{CO}^2\text{H}$, cor-

respondant à la dulcite et caractérisant la présence du galactose libre ou engagé dans la molécule d'un polysaccharide

Comme les amidons et les celluloses, les gommes constituent un groupe de substances comprenant un grand nombre d'espèces. La majeure partie de la gomme arabique est formée par une combinaison calcique de l'arabine ; on l'obtient en traitant une solution de gomme arabique à froid par de l'acide chlorhydrique et en précipitant par

l'alcool, à 150° l'arabine se transforme en une substance qu'on a appelée l'acide métagummiqum et qui n'est autre chose que la *cératine*, c'est à dire le principe le plus abondant de la gomme du Cerisier et de l'Abricotier

La gomme des Acacias se constitue tout d'abord dans la région correspondant à l'assise génératrice, puis sa formation gagne le liber, les rayons médullaires et le parenchyme du bois le plus jeune ; il s'agit d'une dégénérescence cellulaire

Dans la Vigne, l'Ailante, le Cacaoyer, etc , le phé-

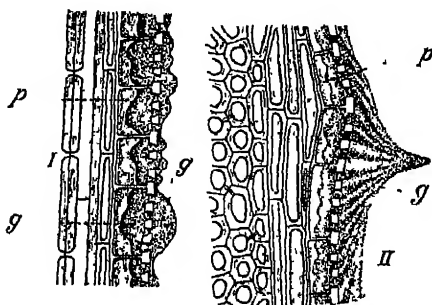


Fig 11 — Formation de gomme dans la Vigne
I, début de la formation de la gomme dans les cellules *p* bordant un vaisseau du bois. II, la gomme *g* se répand dans la cavité d'un vaisseau (MANGIN)

nomène est localisé dans les cellules parenchymateuses annexes des vaisseaux du bois et la gomme ainsi produite arrive à pénétrer dans les vaisseaux qui sont de la sorte obturés (fig. 11)

Les mucilages sont des melanges de substances qui ont la propriété de se gonfler énormément dans

l'eau, sans s'y dissoudre entièrement, elles donnent

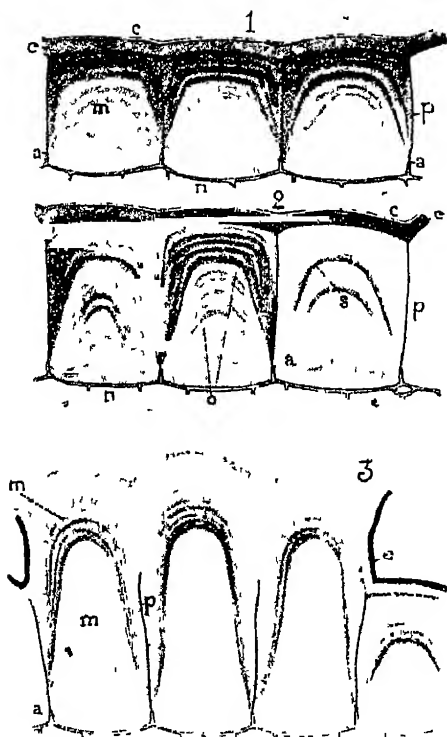


Fig 12 — Epidermo de la graine de Lin, 1, avant le gonflement, 2, après gonflement dans un sirop de glucoso, 3, après gonflement dans une solution de soude, la cellule de droite est restée à peu près intacte et permet de juger du gonflement qui s'est produit dans les autres (MANGIN)

au liquide une consistance gélatineuse On peut les

precipiter de ces pseudosolutions par l'alcool, l'alun, l'acetate de plomb, etc .

Ces substances fixent des colorants tels que le rouge Congo, le bleu de naphthylene, la safranine, le bleu de méthylène ; les uns présentent certaines propriétés de la cellulose, solubilité au moins partielle dans l'oxyde de cuivre ammoniacal, colora-

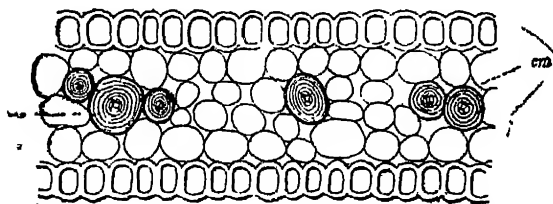


Fig 13 — Cellules à mucilage *cm* dans un pétale de Guimauve

tion en bleu par le chloroiodure de zinc, on les considère comme mélangées à la cellulose (mucilages cellulosiques), d'autres se rapprochent au contraire par leurs affinités vis à vis de certains colorants des composés pectiques que nous allons envisager

Les mucilages peuvent être intracellulaires ou superficiels, dans la graine de Lin le mucilage est constitué par des couches stratifiées (fig 12) qui se sont successivement formées contre les membranes externes des cellules épidermiques et qui arrivent à occuper tout l'intérieur de la cellule. Dans la Guimauve (fig 13), dans les tubercules d'Orchidées le mucilage se constitue dans des cellules pro-

fondes Chez de nombreuses Algues les mucilages apparaissent à la périphérie des cellules libres [*Nostoc*, *Zygnema* (fig 14)] ou dans la lamelle moyenne de cellules constituant un tissu [*Fucus* (fig 15)]

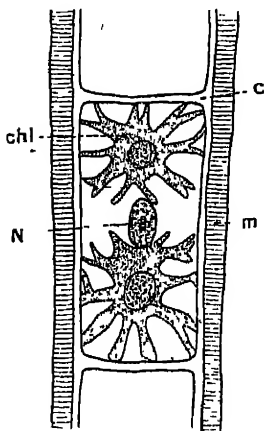


Fig 14 — Cellule de *Zygnema* avec son noyau *N* et ses deux chloroleucites *chl* étoilés; la membrane présente une partie cellulosique *c* recouverte d'une gaine mucilagineuse *m* apparaissant comme striée.

Il s'agit de substances groupées plutôt par leurs propriétés physiques et leur allure histologique que par leur constitution chimique qui est assez mal connue, elles donnent à l'hydrolyse par les acides du glucose, du mannose et du galactose, elles se rapprochent donc des substances précédemment envisagées ainsi que des composés pectiques dont il nous reste à dire quelques mots

Les composés pectiques, également mal définis au point de vue chimique, sont très répandus chez les

plantes et contribuent en particulier à la formation des membranes cellulaires. Il s'agit de substances ayant une consistance analogue à celle des mucilages et qui fournissent à l'hydrolyse de l'arabinose et du galactose, du fait de ce dernier sucre, les composés pectiques donnent par oxydation, sous

l'action de l'acide azotique, de l'acide mucique, ils ne se dissolvent pas dans l'oxyde de cuivre ammoniacal et ne donnent pas de coloration bleue en présence de l'iode, avec ou sans traitement par les acides, il s'agit d'autre part de composés ayant une réaction acide et fixant par suite les colorants basiques (safranine, bleu de méthylène, brun de Bis marck, vert d'iode), ils présentent de plus une élection particulière pour le rouge de ruthé-

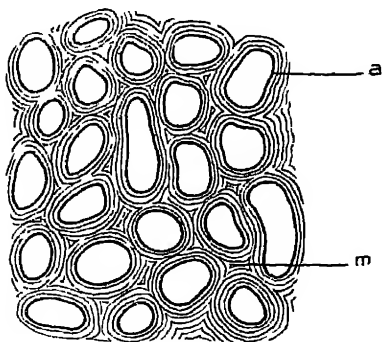


Fig 15 — Portion de thalle de *Fucus vesiculosus*, les membranes cellulodiques *a* sont écartées par la formation d'un mucilage *m*

nium (solution ammoniacale de sesquichlorure de ruthénium) qui les colore vivement en rouge (MANGIN) Ils sont beaucoup plus riches en oxygène que les polysaccharides proprement dits

Nous ne citerons parmi ces substances que la pectine et l'acide pectique

C'est la pectine qui existe en dissolution dans le suc de nombreux fruits mûrs ou d'autres organes tels que la Carotte, si on râpe par exemple des tubercules de Carotte, qu'on lave à l'alcool bouillante, qu'on fasse macérer dans de l'acide chlorhydrique à 2 %, qu'on filtre et qu'enfin on ajoute de

l'alcool, on voit se précipiter une masse floconneuse, translucide, constituée par de la pectine, c'est ce corps qui, facilement soluble dans l'eau chaude, constitue en majeure partie la gelée de Groseilles, de Pommes, de Poires et particulièrement de Coings

L'acide pectique est un dérivé de la substance précédente et existe surtout dans les parois cellulaires âgées, où il forme une combinaison insoluble correspondante au pectate de calcium. On peut

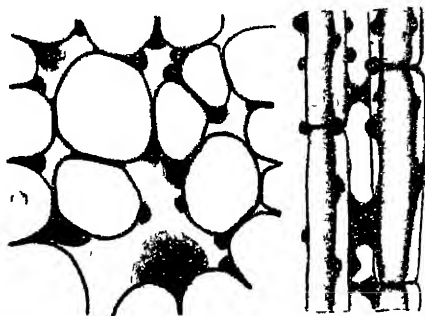


Fig 16 — Composés pectiques formant la lamelle moyenne des cellules de la feuille de *Narcissus pseudonarcissus* et occupant une partie des espaces intercellulaires (MANGIN)

facilement mettre en évidence la présence de ce composé dans la lamelle moyenne des parois, ainsi que dans les espaces intercellulaires (fig 16). On réalise la dissociation d'un tissu mou en le faisant macérer dans de l'oxalate d'ammoniaque qui libère l'acide pectique, puis dans un carbonate alcalin qui dissout ce dernier, il ne reste ainsi que les

parties cellulosiques des membranes, dont le ciment pectique a disparu, c'est d'une manière analogue qu'agit le *Bacillus amylobacter*, dans le rouissage du Lin par exemple. Une telle dissociation se produit d'ailleurs d'une manière normale pour certaines cellules végétales, c'est le cas des cellules mères des grains de pollen et de ceux-ci mêmes, qui s'isolent les uns des autres grâce à la gélification des lamelles moyennes

Malgré leur extrême diversité, les substances sucrées forment, nous le voyons, un ensemble bien défini, mais elles prennent surtout de l'importance au point de vue physiologique du fait que ce sont elles dont le mode de formation est le mieux connu, c'est à leur propos que nous allons envisager le phénomène chlorophyllien

CHAPITRE II

LA FONCTION CHLOROPHYLLIENNE

Considérées au point de vue physiologique, les plantes se divisent en deux groupes essentiellement distincts, les plantes vertes et celles qui ne le sont pas, la coloration des premières est due à une substance spéciale, la *chlorophylle*, et si on voulait être plus exact il faudrait parler de plantes pourvues et dépourvues de chlorophylle, car certains végétaux de la dernière catégorie peuvent présenter une coloration verte provenant de la présence d'un pigment d'une toute autre nature chimique et n'ayant nullement les propriétés physiologiques de la chlorophylle, c'est ce qui arrive par exemple pour certains Champignons

La plupart des plantes les plus hautement différenciées, par exemple celles qui intéressent l'agriculteur ou l'horticulteur, sont des plantes à chlorophylle, et une expérience très simple permet de nous rendre compte d'une de leurs propriétés les plus remarquables, prenons un grain de Blé, une graine de Haricot . et mettons-les à germer dans un sol constitué par du sable quartzeux soi-

gneusement calciné de manière à ce qu'il ne contienne pas trace de matière organique, arrosons le substratum avec de l'eau contenant en solution les substances minérales que nous avons reconnues être nécessaires aux végétaux supérieurs, nous constatons que les plantes se développent très normalement et qu'elles arrivent à fleurir et à fructifier, bien que nous n'ayons mis à leur disposition aucune matière organique capable de leur fournir du carbone, on peut s'assurer à la fin de l'expérience qu'il existe une énorme disproportion entre la masse de carbone contenue dans les plantes et celle qui existait dans la graine.

D'où provient ce gain de carbone? Les recherches de nombreux physiologistes ont établi que c'est le gaz carbonique de l'air qui constitue pour les plantes vertes la source du carbone engagé dans les combinaisons organiques de ces végétaux, elles ont montré de plus que c'est la chlorophylle qui est l'agent de la décomposition du gaz carbonique et que la lumière est indispensable à cette importante fonction de la plante. Si on vient à répéter l'expérience fondamentale, à laquelle nous venons de faire allusion, à l'abri de la lumière, on voit que les plantes sont profondément modifiées dans leur allure générale, en même temps qu'elles restent dépourvues de pigment vert, elles présentent des signes évidents de dépérissement, et il est aisé de constater que dans ces conditions elles sont incapables d'accroître leur teneur en carbone, la lumière solaire apparaît comme absolument nécessaire pour réaliser la synthèse de leur matière vivante.

Les plantes vertes se distinguent donc à la fois des autres végétaux et de tous les animaux par la propriété qu'elles ont de fabriquer leur matière organique de toutes pièces à partir de substances empruntées au monde minéral, leur nutrition ne dépend donc d'aucun autre être vivant et on les appelle encore pour cette raison des plantes *autotrophes*, par opposition aux autres végétaux (Champignons, Bactéries, ainsi que quelques rares plantes Vasculaires) et aux animaux dont l'ensemble constitue le groupe des êtres vivants *hétérotrophes*; ces derniers ont au contraire besoin, pour assurer leur nutrition carbonée, de substances organiques provenant plus ou moins directement des plantes vertes, autrement dit encore, aucun organisme hétérotrophe ne serait capable d'exister à la surface de la terre si les plantes vertes venaient à faire défaut

On conçoit que la formation des substances organiques à partir du gaz carbonique de l'air domine toute la physiologie végétale et c'est tout d'abord cette source de carbone que nous envisagerons; la fonction de nutrition carbonée revenant à la chlorophylle a reçu le nom d'*assimilation chlorophyllienne*; elle se traduit à l'extérieur de la plante par des échanges gazeux, le gaz carbonique étant absorbé et sa décomposition aboutissant à un dégagement d'oxygène; ce sont ces échanges gazeux qui ont tout d'abord attiré l'attention et que nous considérerons en premier lieu; nous verrons ensuite en quoi consiste le pigment chlorophyllien, comment la lumière intervient dans le phénomène,

CHAPITRE II

LA FONCTION CHLOROPHYLLIENNE

Considérées au point de vue physiologique, les plantes se divisent en deux groupes essentiellement distincts, les plantes vertes et celles qui ne le sont pas, la coloration des premières est due à une substance spéciale, la *chlorophylle*, et si on voulait être plus exact il faudrait parler de plantes pourvues et dépourvues de chlorophylle, car certains végétaux de la dernière catégorie peuvent présenter une coloration verte provenant de la présence d'un pigment d'une toute autre nature chimique et n'ayant nullement les propriétés physiologiques de la chlorophylle, c'est ce qui arrive par exemple pour certains Champignons

La plupart des plantes les plus hautement différenciées, par exemple celles qui intéressent l'agriculteur ou l'horticulteur, sont des plantes à chlorophylle, et une expérience très simple permet de nous rendre compte d'une de leurs propriétés les plus remarquables, prenons un grain de Blé, une graine de Haricot.. et mettons-les à germer dans un sol constitué par du sable quartzeux soi-

divers phénomènes, il se produit un gaz, *l'air fixe*, notre gaz carbonique, qui vicie peu à peu l'atmosphère en la rendant impropre à la fois aux combustions et à la respiration des animaux. Ces faits établis, PRIESTLEY montra que les plantes vertes ont la propriété, non seulement de vivre dans une atmosphère riche en gaz carbonique, mais encore de faire disparaître celui-ci, rendant ainsi l'air propre à la respiration des animaux.

L'expérience fondamentale de PRIESTLEY consistait à vicier l'air d'un vase, soit par la combustion d'une chandelle, soit par la respiration d'une souris, quand la bougie s'était éteinte ou quand la souris subissait l'asphyxie, l'auteur remplaçait ces sources de gaz carbonique par un pied de Menthe, au bout de quelques jours il pouvait constater que l'atmosphère était redevenue susceptible d'entretenir la combustion d'une chandelle ou la respiration d'une souris. Les plantes vertes se comportent donc pour PRIESTLEY, d'une manière inverse de celle qui caractérise les animaux, alors que ceux-ci émettent de l'air fixe les plantes décomposent celui-ci. Mais PRIESTLEY ne s'aperçut pas que la fonction qu'il avait observée pour les végétaux ne se produisait qu'à la lumière et la découverte du rôle des radiations solaires revient à INGENHOUSZ (1779).

Le savant médecin anglais, reprenant les expériences de BONNET faites avec des plantes vertes immergées dans l'eau, mit en évidence que la lumière était indispensable à la production de bulles gazeuses, et montra de plus qu'il s'agissait d'un dégagement d'air déphlogistiqué, c'est à dire d'oxy-

gène, il précisa en outre le point important de l'intervention de la chlorophylle, les organes verts se montrant seuls capables de donner naissance au dégagement des bulles. INGENHOUSZ arriva enfin à distinguer pour les plantes vertes deux sortes d'échanges gazeux, ceux qui s'effectuent à la lumière et qu'on peut rapporter à une *respiration diurne*, et ceux qui ont lieu à l'obscurité, ces derniers, qui constituent la *respiration nocturne*, aboutissent à rendre l'atmosphère irrespirable et sont inverses des précédents, les plantes vertes, suivant ces vues, se comporteraient à l'obscurité comme les animaux ou les plantes dépourvues de chlorophylle et ne régénéreraient l'oxygène qu'à la lumière.

Pour INGENHOUSZ l'oxygène dégagé par les plantes vertes immergées dans l'eau provenait de la décomposition de celle-ci et c'est SENEBIER (1783) qui réussit à démontrer que sa formation était liée à la décomposition du gaz carbonique contenu dans l'eau, expliquant ainsi que la production des bulles gazeuses n'a plus lieu, comme l'avait déjà constaté BONNET, lorsqu'on fait bouillir au préalable l'eau servant à l'expérience, l'addition de gaz carbonique accentue le phénomène dans de fortes proportions et SENEBIER entrevoit, sans en donner d'ailleurs de démonstration, la signification physiologique de cette fonction végétale, elle doit consister, d'après l'auteur, en la formation de la substance organique de la plante.

Ce dernier point, si important pour la nutrition des végétaux, a été établi d'une manière précise par DE SAUSSURE (1804), celui qu'on peut regarder

comme le fondateur de la physiologie végétale montra que ce que nous avons appelé la respiration diurne constitue un phénomène de nutrition et qu'il en résulte un accroissement de poids pour la plante. La faible quantité de gaz carbonique contenu dans l'air (de 2 à 3 dix-millièmes) ne fut pas sans embarrasser les premiers auteurs qui s'occupèrent de la fonction chlorophyllienne, mais DE SAUSSURE put démontrer qu'une plante verte ne tarde pas à périr lorsqu'on vient à la placer dans une atmosphère dépourvue de gaz carbonique ; si on charge au contraire de ce gaz une atmosphère confinée, on peut constater que le phénomène chlorophyllien est accru et avec lui le rendement en substance sèche. DE SAUSSURE montra encore que la quantité de gaz carbonique contenue dans l'eau qu'absorbe la plante par ses racines est tout à fait insuffisante pour expliquer sa croissance et l'augmentation de son poids.

Enfin, DE SAUSSURE, puis, avec plus de précision, GARREAU (1850), arrivèrent à modifier la notion précédemment acquise de deux sortes d'échanges gazeux, inverses l'un de l'autre, et alternant avec l'obscurité et la lumière, on se trouve bien en présence de deux fonctions, la respiration et la fonction chlorophyllienne, mais, contrairement à ce qu'on pensait jusqu'alors, la première se produit sans interruption chez la plante, elle a aussi bien lieu à la lumière qu'à l'obscurité, la seconde au contraire ne s'effectue qu'en présence de radiations lumineuses, ce que nous avons désigné avec INGENHOUZ sous le nom de respiration nocturne correspond

au phénomène de la respiration des animaux, il est commun à tous les êtres vivants ; la respiration diurne n'est que la résultante de deux sortes d'échanges gazeux, ceux qui correspondent à la respiration d'une part, ceux qui proviennent de la fonction chlorophyllienne d'autre part, or, ces derniers se trouvent, dans les conditions ordinaires, masquer les précédents, leur intensité étant beaucoup plus grande, autrement dit c'est le phénomène chlorophyllien qui donne son sens au phénomène résultant.

Il suffit pour établir, avec GARREAU, la démonstration de la persistance de la respiration au soleil, de montrer qu'on peut soustraire une partie du gaz carbonique produit par la respiration d'une plante verte, avant que cette portion ait eu le temps d'être décomposée par la fonction chlorophyllienne, on y arrive en plaçant dans l'atmosphère d'une cloche, à l'intérieur de laquelle est enfermée la plante, un petit vase contenant de l'eau de baryte, on constate que cette eau de baryte ne tarde pas à se troubler du fait de la formation de carbonate de baryum insoluble, bien que la plante soit exposée à la lumière solaire

Plus tard enfin, BOUSSINGAULT précisa un résultat déjà obtenu par DE SAUSSURE, à savoir que dans le phénomène résultant le rapport des volumes de gaz

échangés $\frac{O^2}{CO_2}$ était sensiblement égal à l'unité, ce

qui amène à admettre que le gaz carbonique est entièrement réduit, que seul le carbone est retenu par la plante

Ainsi furent acquis peu à peu les faits essentiels relatifs à l'importante fonction qui permet aux plantes vertes de fabriquer leurs matériaux organiques aux dépens d'un constituant de l'air, considérons maintenant la question au point où elle est parvenue et envisageons tout d'abord le phénomène de l'assimilation chlorophyllienne uniquement au point de vue des échanges gazeux, ceux-ci constituant un moyen facile d'en reconnaître l'existence ou d'en apprécier l'intensité

2 Mise en évidence des échanges gazeux chlorophylliens

On peut actuellement démontrer l'existence du phénomène chlorophyllien par des méthodes variées permettant de déceler le dégagement d'oxygène et la disparition du gaz carbonique

L'observation de BONNET peut facilement se répéter en s'adressant à des plantes aquatiques submergées (*Elodea*, *Myriophyllum*, *Hottonia*, *Algues filamenteuses*); il suffit de les placer dans de l'eau qu'on charge artificiellement et sans excès de gaz carbonique par l'addition d'une petite quantité d'eau de Seltz, on constate qu'à la lumière solaire ou à celle d'un bec Auer des bulles de gaz se dégagent, si les matériaux ne sont pas maintenus dans le fond du vase, les bulles formées déterminent l'ascension de celles-ci parce qu'elles restent en partie adhérentes aux plantes, et cela a surtout lieu pour les Algues vertes (*Conferves*, *Spirogyres*) dont les filaments retiennent le gaz produit, l'obscurité succède-t-elle à la lumière l'oxygène dégagé

est peu à peu dissous et utilisé par la respiration des végétaux qui tombent à nouveau dans la partie inférieure du liquide

On ne voit rien se produire de semblable lorsqu'on

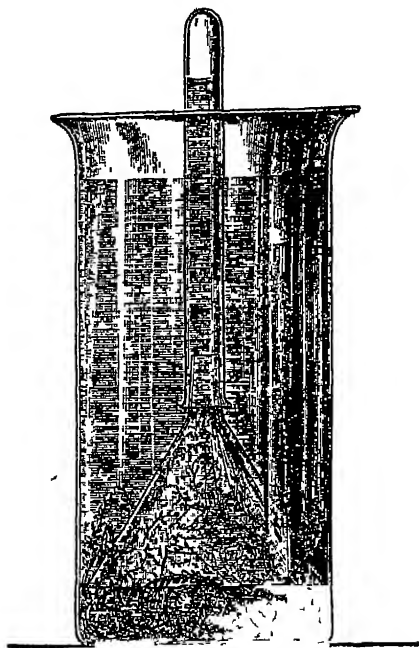


Fig 17 — Dispositif permettant de recueillir l'oxygène dégagé par des plantes aquatiques placées dans de l'eau chargée de gaz carbonique et exposée à la lumière.

ajoute à l'eau un peu d'eau de chaux qui précipite ou immobilise le gaz carbonique, ou si, prenant soin de faire bouillir l'eau immédiatement avant

l'expérience, on ne lui ajoute pas de gaz carbonique

La nature du gaz dégagé peut être mise en évidence de façons multiples, reprenant le dispositif précédent, on maintient les plantes en expérience

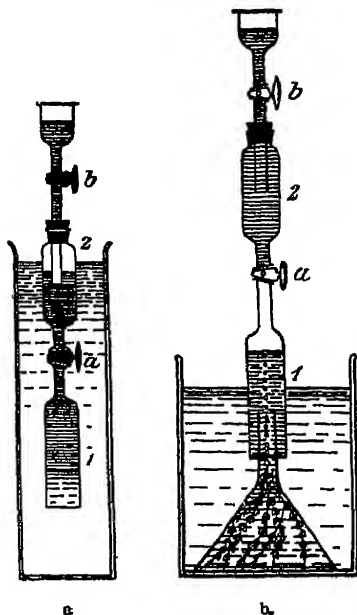


Fig 18 — Appareil de LINSBAUER - permettant de mettre en évidence le dégagement d'oxygène par les plantes vertes aquatiques

a l'intérieur d'un entonnoir de verre renversé plongeant en entier dans l'eau, et on adapte au dessus de sa partie étroite une éprouvette pleine d'eau (fig 17), les bulles gazeuses qui se détachent de la plante viennent s'accumuler dans l'éprouvette, il est aisé de constater que le gaz ainsi recueilli rallume une allumette qui ne présente plus qu'un point rouge, il détermine d'autre part la lu-

minosité d'un bâton de phosphore se trouvant dans un flacon rempli en partie d'eau et en partie d'un gaz inerte.

On s'est encore servi, pour reconnaître que le

gaz ainsi produit est bien de l'oxygène, d'un réactif très sensible de ce gaz, indiqué par SCHUTZENBERGER, il s'agit d'une solution de carmin d'indigo décolorée par l'hydrosulfite de sodium, à cet état le liquide est jaunâtre et il suffit de le mettre en présence de traces d'oxygène pour déterminer une coloration bleue L et R LINSBAUER ont construit, pour réaliser l'expérience, un appareil représenté par la figure 18. La solution décolorée d'indigo est introduite dans le tube 2, les tubes 1 et 3 étant remplis d'eau (fig. b), les robinets *a* et *b* étant fermes, on recueille les bulles de gaz dégagées par des plantes immergées dans le tube 1, puis l'appareil est transporté dans une cuve d'eau (fig. a) de manière que le niveau extérieur du liquide arrive vers le haut du tube 2, les deux robinets étant ouverts le gaz passe du tube 1 dans le tube 2 et on constate que le réactif vire énergiquement au bleu.

On peut encore mettre des plantes vertes directement au contact d'une solution d'indigo décolorée et étendue, en présence de la lumière solaire; on observe des lignes bleues se former dans le liquide, elles correspondent au parcours des bulles d'oxygène, rien de tel ne se produit à l'obscurité

BINDER et WEINLAND ont de la même manière proposé, pour reconnaître l'oxygène, une solution alcaline de pyrocatechine et de sulfate ferreux, en présence du gaz en question il se produit une coloration rouge due à la formation d'un sel alcalin correspondant à un composé acide de pyrocatechine et de fer

Le dégagement d'oxygène produit dans l'assimi-

lation chlorophyllienne à l'état de bulles gazeuses, alors qu'il provient de la décomposition du gaz carbonique dissous, s'explique aisément par le fait que l'oxygène est beaucoup moins soluble dans l'eau que le gaz carbonique (à 15° C le coefficient de solubilité de l'oxygène n'est que de 0,034, alors que celui du gaz carbonique est de 1,002)

On a d'autre part proposé, pour deceler l'oxygène produit par les cellules vertes à la lumière, différentes *méthodes* qu'on peut qualifier de *biologiques*, les réactifs correspondants étant ou bien des produits empruntés à des êtres vivants, ou bien même des cellules vivantes

C'est ainsi que le pigment du sang des Vertébrés, l'hémoglobine, agent des échanges respiratoires des animaux, a la propriété de se combiner à l'oxygène, changeant alors de couleur et présentant un spectre d'absorption différent, l'hémoglobine réduite a une coloration noire, celle du sang veineux, et son spectre d'absorption est caractérisé en particulier par une large bande unique située entre les raies D et E du spectre solaire, l'oxyhémoglobine est d'un rouge vif, comme le sang artériel qui la contient, et la bande d'absorption à laquelle nous venons de faire allusion est remplacée par deux bandes bien distinctes

Ceci posé, on défibrine du sang de bœuf, on le prive d'oxygène à la trompe et on le laisse dans un flacon bien bouché en présence d'un excès de gaz carbonique. Dans une grosse goutte de sang ainsi préparée, étalée sur une lame de verre, on place une feuille d'*Elodea* ou d'une autre plante aquatique et

on recouvre d'une lamelle, en 3 ou 4 minutes à la lumière directe, en 10 minutes environ à la lumière diffuse, on constate que le sang est devenu d'un rouge artificiel sur une zone de 0,5 - 2 mm. autour de la feuille et on peut observer le dédoublement de la raie de l'hémoglobine, il est possible par cette méthode de déceler 0 cm³ 002 d'oxygène (ENGELMANN)

La méthode des bactéries, imaginée par ENGELMANN, est peut-être la plus sensible pour reconnaître le dégagement d'oxygène à partir de cellules vertes, elle est basée sur la propriété que possèdent certaines bactéries de se déplacer, dans un milieu où l'oxygène n'est pas uniformément réparti, vers les régions où ce gaz est en plus grande quantité; ce phénomène de chimiotactisme est particulièrement net pour le *Bacterium termo* que l'on obtient aisément en laissant pourrir des haricots dans de l'eau, à partir de ce liquide on peut réaliser des cultures pures de la bactérie en question dans un bouillon de viande neutre et étendu, l'organisme est encore plus mobile dans ce milieu que dans l'eau

Plaçons dans une goutte de liquide un filament d'Algue verte filamenteuse telle qu'une Spirogyre, ajoutons des *Bacterium termo*; lutons les bords de la lamelle couvri-objet avec de la paraffine de manière à éviter les échanges d'air entre le liquide et l'atmosphère et abandonnons la préparation à l'obscurité, on constate qu'au bout d'un certain temps les bactéries sont uniformément réparties dans le liquide et restent immobiles, cela tient à ce que la petite quantité d'oxygène qui existait au début à

l'état dissous a disparu du fait de la respiration de l'Algue et des bactéries elles-mêmes. Mais, si on vient à exposer la préparation à la lumière, les bactéries redeviennent très mobiles et on les voit se diriger et s'accumuler contre le filament vert, témoignant ainsi que celui-ci est le siège d'un dégagement d'oxygène. On estime que cette méthode élégante, mais d'ailleurs indirecte, permet de déceler $1 \cdot 10^0$ milligramme d'oxygène. Le *Bacterium termo* peut être remplacé dans ces expériences par certaines autres espèces de bactéries et aussi par des Infusoires, ou encore par des spermatozoïdes d'Étoile de mer présentant les mêmes propriétés chimiotactiques vis à vis de l'oxygène.

Les *bactéries lumineuses* ont elles aussi été utilisées pour mettre en évidence la production d'oxygène dans le phénomène chlorophyllien, on sait qu'un certain nombre d'espèces de bactéries ont la propriété d'émettre des radiations lumineuses et on a établi que l'oxygène est absolument indispensable pour que cette fonction s'exerce, si on réalise, dans un liquide compris entre lame et lamelle, une association constituée par des cellules d'Algues vertes et d'une bactérie lumineuse telle que le *Bacterium phosphoreus*, les deux sortes d'organismes épuisent le milieu en oxygène à l'obscurité et on constate que bientôt la bactérie cesse de luire, vient-on à exposer le tout à la lumière pendant quelque temps, la préparation, observée de nouveau à l'obscurité, présente une luminosité très nette.

Les deux dernières méthodes que nous venons d'exposer ne sont d'ailleurs pas exemptes de toute

critique et leur sensibilité même fait que dans un cas particulier il y a lieu de se demander si le dégagement d'oxygène qu'elles revelent est bien le fait de la fonction chlorophyllienne, c'est ainsi que la méthode des bactéries lumineuses donne des résultats positifs avec des feuilles de *Lamium album* complètement desséchées et par suite incapables d'assimiler le gaz carbonique, il s'agit alors de transformations chimiques qui n'ont rien à voir avec le phénomène qui nous occupe en ce moment

Pour être assuré que nous sommes en présence de la fonction chlorophyllienne il est donc nécessaire de reconnaître d'autre part qu'une décomposition de gaz carbonique accompagne la production d'oxygène, on y arrive aisément en évaluant la quantité de gaz carbonique qui est fourni à la plante au début de l'expérience et celle qui subsiste après exposition à la lumière, les méthodes qui permettent cette évaluation sont alors celles qui sont employées pour mesurer l'intensité du phénomène

3 Mesure des échanges gazeux chlorophylliens

Pour se faire une idée de la valeur de l'assimilation chlorophyllienne on a utilisé successivement diverses méthodes dont les unes s'appliquent plus spécialement aux plantes aquatiques submergées, les autres particulièrement aux plantes aériennes

a. Méthodes s'appliquant aux plantes submergées

Elles sont elles-mêmes de trois sortes, suivant qu'elles sont basées sur l'évaluation du nombre des bulles de gaz dégagées par les plantes, qu'elles permettent de doser exactement l'oxygène dégagé ou encore de mesurer la quantité de gaz carbonique

Méthode de la numération des bulles — Les renseignements qu'elle donne n'ont pas une valeur absolue, mais on s'est assez fréquemment adressé à elle pour se faire une idée de l'influence des différentes conditions sur le phénomène chlorophyllien. Si on prend une tige d'*Elodea canadensis* ou de toute autre plante submergée, qu'on la sectionne très nettement, de manière à ce que la surface transversale ainsi réalisée ne soit pas recouverte par le mucilage bactérien qui se trouve entourer fréquemment les organes des plantes aquatiques, qu'on la place dans de l'eau chargée de gaz carbonique et qu'on la maintienne immobile de manière que la section se trouve toujours à la même profondeur dans le liquide, on constate que des bulles de gaz se dégagent à la lumière par la section et ces bulles peuvent être assez grosses et se succéder assez lentement pour pouvoir être comptées.

Leur nombre est constant lorsque toutes les conditions (intensité lumineuse, température) restent elles-mêmes inchangées, vient-on au contraire à modifier l'intensité de l'éclairement, la nature de la lumière, la température, la nature du liquide. . il

s'établit plus ou moins rapidement un nouvel équilibre et le nouveau nombre de bulles dégagées par unité de temps témoigne du changement que subit l'assimilation chlorophyllienne. La méthode que nous envisageons est donc surtout commode lorsqu'il s'agit de mettre en évidence d'une manière rapide l'action des divers facteurs sur le phénomène qui nous occupe.

On a cependant cherché à lui demander des indications absolues en évaluant micrométriquement le volume des bulles dégagées (Kohl), encore faut-il connaître exactement la composition du gaz qui les constitue, car, s'il présente les réactions de l'oxygène, il n'est pas formé uniquement par ce gaz et sa composition est variable, en particulier avec la température à laquelle est effectuée l'expérience.

Dosage de l'oxygène — La méthode précédente cesse évidemment d'être applicable dans le cas où l'assimilation est très faible et où l'oxygène forme reste entièrement à l'état dissous dans le liquide mais on a songé alors à évaluer le phénomène chlorophyllien en dosant l'oxygène qui se trouve dissous dans le liquide avant et après l'expérience la technique proposée à cet égard par Kniep (fig 19) consiste à placer des rameaux d'*Elodea* dans une cuvette contenant de l'eau où vivait la plante, mais après l'avoir filtrée, le liquide est recouvert à sa surface par une couche d'huile de 1/2 centimètre d'épaisseur et, à l'aide d'un tube *H* faisant office de siphon, on peut effectuer des prises du liquide.

On peut doser l'oxygène dissous dans un volume de l'eau en faisant usage de la méthode de Winkler.

elle consiste à précipiter cet oxygène par un réactif approprié et d'en évaluer ensuite la quantité à l'aide d'une solution titrée. On introduit dans le fond de l'eau, à l'aide d'une pipette, 1 centimètre cube de lessive de soude iodée (100 centimètres cubes de lessive de densité $D = 1,35$ et 10 grammes d'iodure

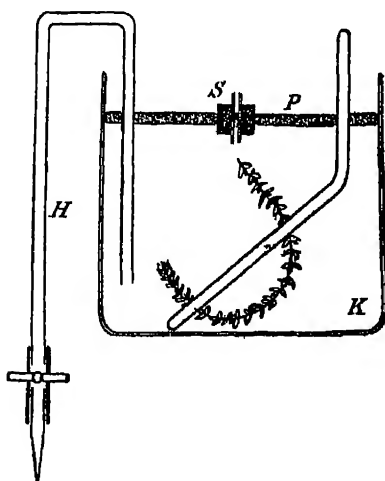


Fig 19 — Dispositif de KNIEF pour la mesure de l'assimilation chlorophyllienne des plantes aquatiques

de potassium, puis 1 centimètre cube d'une solution de chlorure de manganèse à 40 ‰), on agite et on laisse déposer le précipité manganique formé, on introduit de la même manière que précédemment 3 centimètres cubes d'acide chlorhydrique concentré et on agite de nouveau, le précipité est dissous et il est mis en liberté une quantité équivalente

d'iode qu'on dose en présence d'amidon et à l'aide d'une solution decinormale de thiosulfate de sodium, 1 centimètre cube de la solution employée correspond sensiblement à 1 cm³ 12 d'oxygène.

Dosage du gaz carbonique — D'autres expérimentateurs ont cherché au contraire à évaluer l'assimilation chlorophyllienne par des dosages successifs du gaz carbonique dissous dans le liquide où se trouve la plante en expérience. C'est ainsi que BLACKMANN a utilisé un appareil assez compliqué qui assure un courant continu d'eau chargée de gaz carbonique au contact du végétal et permet de mesurer la quantité du gaz disparu par deux analyses effectuées au début et à la fin de l'expérience. Nous renvoyons pour la disposition de cet appareil au mémoire de l'auteur et nous nous contenterons de signaler une dernière méthode dont le principe est un peu différent et qui a été utilisée par OSTERHOUT.

Lorsqu'une plante aquatique est exposée à la lumière on constate que le liquide, incapable de réagir à l'obscurité sur une solution de phénophtaléine, fait virer cette dernière au rouge d'une manière assez rapide, on admet que l'alcalinité est acquise par l'eau du fait de l'existence de bicarbonates qui se comporteraient comme une source de gaz carbonique pour la plante, on a songé à utiliser l'intensité de leur décomposition, mesurée par l'alcalinité acquise, pour évaluer le phénomène chlorophyllien.

La plante aquatique est placée dans un tube contenant de l'eau à laquelle on ajoute un peu de bicarbonate alcalin et des traces de phénophtaléine,

dont on a reconnu l'innocuité vis à vis du végétal, on dose l'alcalinité avant et après l'expérience, et de la différence des deux résultats on conclut à la quantité de gaz carbonique décomposé. On peut aussi évaluer l'intensité du phénomène chlorophyllien par l'inverse du temps qui est nécessaire pour produire une certaine alcalinité prise comme étalon et appréciée colorimétriquement.

b Méthodes employées pour les plantes aériennes

Pour évaluer dans ce cas les échanges gazeux chlorophylliens, on utilise les mêmes dispositifs que pour l'étude du phénomène respiratoire, la plante considérée, ou le plus souvent l'organe étudié, est introduit dans un vase de verre où on emprisonne par du mercure un certain volume d'air qu'on a eu soin de charger de 8 à 10 % de gaz carbonique; afin d'éviter l'action des vapeurs de mercure, qui sont nocives pour les végétaux, on recouvre la surface de ce métal se trouvant en contact avec l'atmosphère interne d'une mince couche d'eau. Lorsque l'expérience est terminée, on procède à l'analyse de l'atmosphère et on compare la composition finale de celle-ci à celle du début, le volume gazeux total étant connu on en conclut les quantités du gaz carbonique qui a disparu et d'oxygène qui s'est dégagé, l'expérience montre d'autre part que la quantité d'azote présente dans l'atmosphère reste constante.

L'analyse de l'atmosphère peut s'effectuer par les procédés eudiométriques généralement employés pour les mélanges gazeux, mais ordinairement on

a recours aux méthodes basées sur l'absorption successive du gaz carbonique et de l'oxygène ; le premier gaz est absorbé par une solution concentrée de potasse, le second par une solution concentrée de pyrogallate de potassium

Si les échanges gazeux effectués par une feuille à la lumière ont par exemple eu lieu dans un tube de verre gradué, on retire la feuille une fois l'expérience terminée, on note le volume de l'atmosphère, on fait arriver une solution de potasse et on procède à la lecture du nouveau volume gazeux, la diminution de volume représente la quantité de gaz carbonique qui restait dans l'atmosphère, une troisième lecture, faite après introduction du pyrogallate de potassium, renseigne sur le volume d'oxygène qui existe à la fin de l'expérience

Mais il y a souvent avantage à pouvoir faire des analyses successives de l'atmosphère dans laquelle se trouve l'organe vert sur lequel on expérimente ; on procède alors à l'analyse de volumes restreints prélevés sur la masse gazeuse où s'effectuent les échanges, il faut alors pouvoir 1° effectuer des prises de gaz aussi répétées qu'il est nécessaire, 2° procéder avec précision à l'analyse de faibles volumes gazeux.

Appareil à prises — Supposons que la plante soit enfermée sous une cloche A rodée à sa partie inférieure et exactement lutée sur une glace de verre (fig 20), par la tubulure supérieure l'atmosphère interne de cette cloche est en relation avec un tube de verre présentant un robinet *b* et se continuant par une boule, celle-ci, à son tour,

est en relation par un tube de caoutchouc *f* avec un réservoir *g* et, par un tube de verre muni d'un

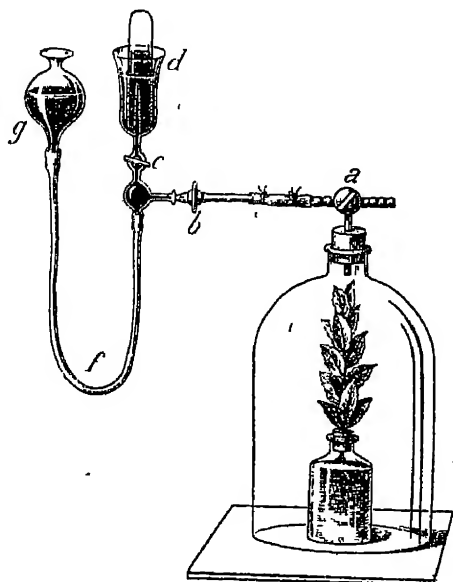


Fig 20 — Appareil servant à effectuer des prises de gaz dans une atmosphère ou s'effectuent des échanges gazeux chlorophylliens

robinet *c*, avec une large cuvette *d*, cette cuvette est remplie de mercure, ainsi que la boule et le réservoir *g*.

Lorsqu'on veut procéder à une prise de l'atmosphère limitée par la cloche, on abaisse le réservoir *g* au dessous du niveau de la boule, on ouvre le robinet *b* et on aspire ainsi un certain volume de

gaz, on ferme *b*, on relève *g* et, ouvrant le robinet *c*, on force le gaz à passer de la boule dans la cuvette *d* où on recueille le gaz à l'intérieur d'une éprouvette pleine de mercure et renversée dans le fond de la cuvette, il suffit de quelques centimètres cubes de gaz pour pouvoir procéder à une analyse

Microeudiometre — Pour effectuer celle-ci, on emploie la méthode des absorbants, dont nous avons précédemment indiqué le principe, mais modifiée de telle manière qu'elle se prête à l'analyse

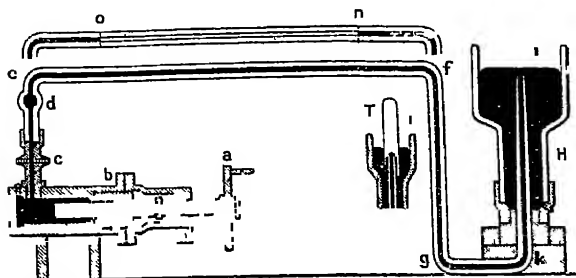


Fig 21 — Microeudiometre BONNIER et MANGIN destiné à l'analyse de faibles volumes gazeux

de très faibles volumes gazeux, et cela sans qu'il soit nécessaire d'effectuer aucune correction provenant de modifications possibles de la température et de la pression atmosphérique, l'appareil généralement employé à cet effet est celui de LECLERC, transformé par BONNIER et MANGIN

Cet appareil (fig 21) est constitué fondamentalement par un tube de verre à parois épaisses et à section capillaire, dont la partie horizontale *e f* est

divisée en parties d'égal volume, en *d* le tube en question présente un renflement, puis se trouve fixé sur un tube métallique *c* communiquant avec un réservoir de fonte *b* dans lequel peut se mouvoir un piston, grâce à une manivelle *a*. De l'autre côté, le tube, quatre fois coudé à angle droit en *e*, *f*, *g* et *k*, vient aboutir à l'intérieur d'une cuve à mercure H, lorsque l'appareil est prêt à fonctionner il est rempli de mercure dans tout son intérieur et le niveau de ce liquide dans la cuve H est dans le plan horizontal contenant l'axe de la portion horizontale *ef* du tube divisé. L'éprouvette T qui nous a servi à recueillir une prise de gaz est alors introduite dans la cuve H et on l'abaisse jusqu'à ce que l'extrémité libre *i* du tube arrive à être en contact avec le mélange gazeux, par un mouvement de la manivelle on aspire de ce mélange jusqu'à ce qu'il constitue une colonne arrivant jusqu'à la moitié environ de la partie verticale *fg*; on retire alors l'éprouvette et, agissant à nouveau sur la manivelle, on déplace la colonne gazeuse emprisonnée de manière à ce que le ménisque gauche se trouve coïncider avec la division *o* de la graduation, on fait alors la lecture *n* du volume introduit.

On substitue ensuite à l'éprouvette T une éprouvette de mêmes dimensions contenant soit le mercure une solution concentrée de potasse, on détermine l'aspiration d'une colonne de liquide de quelques centimètres de long et on la fait circuler jusque vers le coude *f* du tube, de manière à mouiller les parois internes de toute la portion *f, g, k, i*; ce faisant on ramène le gaz vers le réservoir.

voir *b* et la boule *d* a pour objet d'empêcher qu'il n'y pénètre ; on repousse ensuite le gaz dans la portion *fgkz* du tube et la petite quantité de la solution de potasse qui reste adhérente aux parois est suffisante pour déterminer l'absorption du gaz carbonique, par une nouvelle aspiration on effectue une seconde lecture *n'* du volume gazeux, $n - n'$ représente le volume de gaz carbonique.

On opère exactement de la même manière pour l'oxygène et, sans procéder à un nettoyage du tube, on fait circuler dans la région *fgkz* une colonne de pyrogallate de potassium ; on ramène le gaz dans cette même région et on procède à une troisième lecture *n''*, $n' - n''$ représente l'oxygène, *n''* l'azote et les autres gaz inertes. Il est bon d'ailleurs de s'assurer que les lectures *n'* et *n''* correspondent bien à une absorption totale de chacun des deux gaz et, pour cela, de ne pas se contenter d'une seule introduction des réactifs, mais de remettre le mélange à analyser en leur présence, jusqu'à ce que deux lectures successives soient identiques.

L'analyse étant ainsi terminée, on enlève les réactifs restant à l'intérieur du tube à l'aide d'acide chlorhydrique étendu de son volume d'eau, puis on lave à l'eau et on dessèche enfin en déterminant à plusieurs reprises une série d'index d'air séparés par des index de mercure et en les rejetant à l'extérieur.

La composition centésimale en volume du mélange gazeux, résultant des indications précédentes, est évidemment

$$\text{CO}^2 = (n - n') \frac{100}{n} \quad \text{O}^2 = (n' - n'') \frac{100}{n} \quad \text{Az}^2 = n'' \frac{100}{n}$$

Connaissant le volume de l'atmosphère dans laquelle se sont effectués les échanges gazeux et sa composition initiale on en conclut aisément à la valeur des volumes de gaz échangés

TIMIRIAZEFF a appliqué la méthode que nous venons d'exposer au cas des plantes aquatiques et s'est servi d'un appareil microeudiométrique qui permet l'analyse des gaz constituant les bulles qui

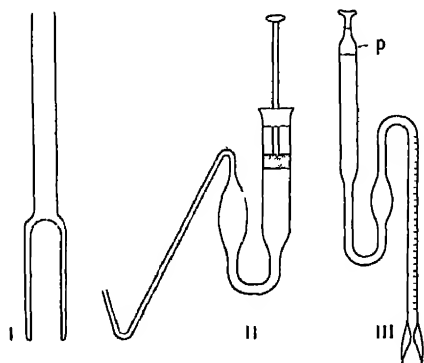


Fig 22 — Eudiomètre de TIMIRIAZEFF

I, petite cloche terminant une baguette de verre et destinée à recueillir les bulles de gaz dégagées, II, pipette servant à transporter le gaz recueilli en I dans l'eudiomètre III

se dégagent au soleil. Un petit tube de transport I (fig. 22) est constitué par une baguette de verre qui se termine à sa partie inférieure par une sorte de petite cloche servant à recueillir les bulles, à l'aide d'une pipette II munie d'un piston, on peut aspirer

le gaz ainsi récolté et le faire pénétrer dans un entonnoir placé à la partie inférieure d'un tube endiométrique gradué III; un piston *p* permet d'aspirer le gaz et d'effectuer la lecture de son volume; avec la pipette II on fait ensuite pénétrer de la potasse, puis du pyrogallate de potassium et on procède comme précédemment aux deux lectures nouvelles

Enfin différents appareils ont été proposés permettant d'évaluer le phénomène chlorophyllien simplement d'après la quantité de gaz carbonique décomposé et dispensant de prises de gaz et d'une analyse totale du mélange gazeux, il est facile d'imaginer en quoi consistent les diverses dispositions permettant de réaliser une telle mesure.

Il est à peine nécessaire d'autre part de faire remarquer que les méthodes eudiométriques que nous venons d'exposer s'appliquent à tous les échanges gazeux de gaz carbonique et d'oxygène qui s'effectuent entre l'air et les végétaux, et en particulier aux échanges respiratoires

4 Séparation des échanges gazeux chlorophylliens et respiratoires

En fait, dans tout ce qui précède, nous avons envisagé, non pas le phénomène chlorophyllien isolé, mais bien la résultante de ce phénomène et de la respiration, car, nous avons déjà eu l'occasion de le faire remarquer, cette dernière fonction existe aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité. Lorsqu'on veut être renseigné exactement sur les échanges

chlorophylliens il est donc nécessaire, connaissant les échanges respiratoires, d'effectuer une correction portant sur les indications relatives au phénomène global

Si nous désignons par W_{CO_2} et W_{O_2} les volumes de gaz carbonique disparaissant et d'oxygène dégagé par une plante donnée et exposée à la lumière pendant un certain temps, si V'_{CO_2} et V'_{O_2} sont les volumes de gaz carbonique dégagé et d'oxygène absorbé dans les mêmes conditions par la fonction respiratoire, les volumes V_{CO_2} et V_{O_2} qui se rapportent à l'unique fonction chlorophyllienne sont évidemment donnés par les formules

$$V_{CO_2} = W_{CO_2} + V'_{CO_2} \quad \text{et} \quad V_{O_2} = W_{O_2} + V'_{O_2}$$

Le volume de gaz carbonique décomposé par la plante verte est en effet celui qui a disparu de l'atmosphère augmenté du volume de ce gaz dégagé par la plante elle-même, tout se passe comme si, la plante ne respirant pas, on avait introduit au début dans l'atmosphère une quantité supplémentaire V'_{CO_2} de gaz carbonique, de même, la plante a dégagé du fait de sa fonction chlorophyllienne un volume d'oxygène représenté par la somme du volume de ce gaz dont s'est enrichie l'atmosphère et de celui que la plante a soustrait par sa respiration

Il faut donc, pour être renseigné exactement sur la valeur des échanges gazeux chlorophylliens, connaître celle des échanges respiratoires, différentes méthodes ont été employées par BONNIER et MANGIN pour arriver à séparer les deux fonctions

a Méthode des anesthésiques

CLAUDE BERNARD a montré que le chloroforme, l'éther, des acides tels que l'acide acétique en vapeurs, employés à des doses convenables, empêchent les échanges chlorophylliens de se produire, sans modifier ceux qui dépendent du phénomène respiratoire, celui-ci ne se trouve modifié ni dans son intensité, ni dans sa nature, c'est à dire que le rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$ des gaz échangés, rapport qu'on

désigne ordinairement sous le nom de quotient respiratoire, reste le même. Ce n'est d'ailleurs que pour une certaine dose que le phénomène de l'assimilation chlorophyllienne reste ainsi suspendu, employés en quantité moindre les anesthésiques diminuent simplement son intensité, à une dose plus forte, ils deviennent nocifs, puis mortels.

On peut rendre évidente cette action des anesthésiques en s'adressant à des plantes aquatiques (*Elo-dea*, *Ceratophyllum*) chez lesquelles l'activité chlorophyllienne se manifeste, nous l'avons vu, par un dégagement de bulles gazeuses, si on place du *Ceratophyllum submersum* dans de l'eau préalablement agitée avec du chloroforme ou de l'éther on constate qu'à la lumière le végétal dégage sensiblement le même nombre de bulles après 2 heures d'action de l'anesthésique, mais au bout de 24 heures le nombre de bulles est réduit au $\frac{1}{10}$ et enfin au bout de 25 heures tout dégagement a cessé.

Il est d'ailleurs de toute nécessité dans ces expé-

riences de s'assurer que, lavée à l'eau pure après avoir subi le contact de l'anesthésique, la plante reprend à la lumière ses propriétés primitives, et qu'en particulier elle dégage à nouveau de l'oxygène avec la même intensité que précédemment, car une action prolongée ou une dose trop considérable de la substance employée peut agir d'une manière toxique et altérer définitivement la plante; c'est ainsi que des rameaux feuillés d'*Elodea* ne produisent plus aucun dégagement d'oxygène au bout de 1 h 1/4 dans l'eau chloroformée; reportée dans l'eau pure elle apparaît comme partiellement décolorée et incapable de manifester les échanges gazeux caractéristiques de la fonction chlorophyllienne

Il faut donc déterminer pour chaque plante la dose exacte d'anesthésique qui suspend entièrement la fonction chlorophyllienne sans l'altérer d'une manière définitive et sans modifier la respiration, quand on opère sur des plantes aériennes on emploie avec avantage l'éther dont on peut se débarrasser par l'acide sulfurique lorsqu'on procède à l'analyse de l'atmosphère

Cela étant, on conçoit comment BONNIER et MANGIN ont pu se servir de l'éther pour effectuer la séparation des deux fonctions qui entraînent des échanges gazeux inverses, plaçons des poids égaux de rameaux feuillés d'une même plante dans deux vases A et B contenant une atmosphère d'air chargé de gaz carbonique à une dose d'environ 8 %; les deux enceintes sont exposées pendant le même temps à la même lumière, après addition d'éther se vaporise

sant dans l'atmosphère B, ayant analysé les deux atmosphères au début on détermine leur composition à la fin de l'expérience, connaissant, d'une part les compositions centésimales successives des deux atmosphères et d'autre part les volumes des deux vases, on en conclut facilement les volumes de gaz échangés.

Dans le vase A il y a eu disparition d'un certain volume W_{CO_2} de gaz carbonique et une augmentation W_{O_2} d'oxygène, dans le vase B, où seule la respiration s'est effectuée, il s'est au contraire produit une absorption V'_{O_2} d'oxygène et un dégagement V'_{CO_2} de gaz carbonique, ces données permettent, comme nous l'avons dit plus haut, d'évaluer les volumes V_{CO_2} et V_{O_2} de gaz correspondant au phénomène chlorophyllien

BONNIER et MANGIN se sont assurés que la respiration dans l'atmosphère éthérée était semblable à l'obscurité à ce qu'elle était en l'absence d'anesthésique, les nombres suivants témoignent qu'il en était ainsi par exemple pour des tiges de Genêt

Sans éther	Avec éther
$V'_{CO_2} = 5,71$	$V'_{CO_2} = 5,58$
$V'_{O_2} = 6,42$	$V'_{O_2} = 6,30$
$\frac{V'_{CO_2}}{V'_{O_2}} = 0,88$	$\frac{V'_{CO_2}}{V'_{O_2}} = 0,87$

b. éthode de l'exposition successive à l'obscurité et à la lumière

Cette seconde méthode présente sur la précédente l'avantage que les deux expériences nécessaires

pour effectuer le départ entre les phénomènes chlorophyllien et respiratoire portent sur la même plante ou le même organe. On maintient tout d'abord le végétal à l'obscurité dans de l'air chargé de gaz carbonique, au bout d'un certain temps on analyse l'atmosphère dont la composition a été établie au début de l'expérience, on obtient ainsi les deux volumes de gaz échangés V'_{CO_2} et V'_{O_2} se rapportant à la respiration; on répète l'expérience pendant le même temps à la lumière et on détermine les volumes W_{CO_2} et W_{O_2} du phénomène résultant, mais on ne pourrait écrire les deux égalités.

$$V_{CO_2} = W_{CO_2} + V'_{CO_2}$$

$$V_{O_2} = W_{O_2} + V'_{O_2}$$

que si le phénomène respiratoire n'était pas modifié par la lumière, or des expériences, effectuées sur des plantes ou des organes dépourvus de chlorophylle, ont montré que la lumière agit sur la respiration, nous voyons qu'elle ne modifie pas le quotient respiratoire, mais qu'elle détermine une diminution de l'intensité de cette fonction, si à l'obscurité V'_{CO_2} et V'_{O_2} sont les volumes de gaz

échangés, ils deviennent à la lumière $\frac{1}{n} V'_{CO_2}$ et

$\frac{1}{n} V'_{O_2}$, il faut donc au préalable déterminer la va-

leur n par une autre expérience, faite avec une plante non verte et admettre que cette valeur, établie pour une intensité lumineuse commune aux deux expériences, s'applique à la plante verte; or

$\frac{1}{n}$ se trouve être compris, suivant les plantes, entre $\frac{19}{20}$ et $\frac{2}{3}$. On peut donc écrire .

$$V_{CO_2} = W_{CO_2} + \frac{1}{n} V'_{CO_2}$$

$$V_{O_2} = W_{O_2} + \frac{1}{n} V'_{O_2}$$

et on obtient pour le volume de chacun des gaz deux nombres limites, en prenant successivement pour $\frac{1}{n}$ la valeur minima et la valeur maxima que nous venons d'indiquer, les écarts ainsi obtenus ne sont d'ailleurs pas très considérables, en raison de la prédominance marquée que présente la fonction chlorophyllienne vis à vis de la respiration

Les résultats fournis par cette seconde méthode sont d'ailleurs les mêmes que ceux qui résultent de la méthode des anesthésiques, ils ont été de plus contrôlés par deux autres méthodes, mais avec celles-ci nous ne pouvons plus déterminer que le quotient d'assimilation et non plus l'intensité du phénomène

c Méthode de la baryte

Elle repose sur l'expérience par laquelle GARRAU a montré qu'on peut soustraire du gaz carbonique à une plante exposée à la lumière dans de l'air normal, une solution de baryte placée dans l'atmosphère se couvre en effet d'une pellicule de carbonate de baryum, alors que sans baryte l'air reste

exempt de gaz carbonique Deux récipients semblables A et B contiennent des rameaux feuillés aussi identiques que possible comme poids et surface foliaire; ce sont des cloches à section aplatie de sorte que les feuilles reçoivent la lumière d'une égale manière dans les deux cas, l'atmosphère interne de ces cloches est constituée par de l'air ordinaire, sans addition de gaz carbonique, dans le premier vase on introduit en outre un certain volume d'eau, dans le second un égal volume d'une solution de baryte

On effectue des prises de gaz après l'exposition des plantes à la lumière et on procède à l'analyse des deux atmosphères, puis on verse dans l'eau de baryte, par un entonnoir à robinet, de l'acide chlorhydrique dilué, colore par de la teinture de tournesol, le gaz carbonique fixé se dégage et, par une nouvelle analyse effectuée lorsque tout le liquide est devenu rouge, on évalue le volume V_{CO_2} fixe par elle.

Si les volumes d'oxygène existant à la fin dans les deux cloches, sont désignés par A_{O_2} et B_{O_2} et si on suppose que les volumes d'oxygène étaient identiques au début de l'expérience, on constate que B_{O_2} est inférieur à A_{O_2} , la différence $A_{O_2} - B_{O_2}$ représente évidemment le volume d'oxygène V_{O_2} qui se serait dégagé aux dépens du gaz carbonique V_{CO_2} soustrait par le baryte, le quotient $\frac{V_{O_2}}{V_{CO_2}}$ est donc celui de l'assimilation chlorophyllienne de la plante considérée

Après une première expérience on peut inter-

vertir les deux rameaux, de manière à s'assurer que dans ces nouvelles conditions les résultats restent les mêmes.

d. Méthode des feuilles inégalement vertes

BONNIER et MANGIN ont enfin employé une dernière méthode consistant dans la comparaison des échanges gazeux effectués à la lumière par des rameaux aussi identiques que possible, comme poids et nombre de feuilles, mais présentant l'une des feuilles encore jaunes ou d'un jaune verdâtre, l'autre des feuilles tout à fait vertes, comme cela arrive au printemps, par exemple chez le Fusain du Japon Ici encore on se borne à évaluer le quotient d'assimilation et celui-ci est établi sur des volumes de gaz correspondant à la différence existant entre les volumes de chacun des gaz contenus à la fin de l'expérience dans les deux enceintes remplies d'air chargé de gaz carbonique et exposées à la lumière

L'un des vases A contient le rameau le plus pauvre en chlorophylle, l'autre B le rameau le plus vert, des analyses effectuées au début et à la fin de l'expérience donnent, pour les volumes échangés dans le phénomène résultant, les valeurs W_{O_2} et W_{CO_2} pour l'atmosphère A, W'_{O_2} et W'_{CO_2} pour l'atmosphère B, les différences $W'_{O_2} - W_{O_2}$ et $W'_{CO_2} - W_{CO_2}$ correspondent aux échanges gazeux résultant de l'excès de chlorophylle existant en B, si on admet, et on peut le vérifier par une expérience faite à l'obscurité, que le phénomène respiratoire est le même dans les deux cas Nous nous trouvons donc, comme avec la troisième méthode, établir le quo-

tient d'assimilation d'une manière indirecte

Chacune des méthodes que nous venons d'exposer se trouve avoir ses avantages et ses inconvénients, mais les résultats qu'elles ont fournis se trouvent en étroite concordance, et, grâce à leur emploi, on peut faire l'étude du phénomène chlorophyllien indépendamment de la respiration. Donnons une idée de l'intensité des échanges gazeux chlorophylliens et de la valeur du quotient $\frac{O_2}{CO_2}$ d'assimilation.

5 Intensité des échanges gazeux chlorophylliens

Cette intensité, nous le verrons, est très variable avec les diverses conditions dans lesquelles se trouve la plante et particulièrement avec l'intensité lumineuse, mais, pour une lumière d'intensité moyenne elle est fréquemment de 2 à 10 fois et même 30 fois plus considérable que la respiration, qu'elle masque par conséquent complètement; si on s'adresse à la feuille, c'est à dire à l'organe assimilateur par excellence des plantes supérieures, on peut dire que le volume de gaz carbonique décomposé, par heure et par gramme de substance fraîche, est le plus communément compris entre 0 cm³ 75 et 1 cm³ 25

Le plus fréquemment on rapporte l'intensité du phénomène pour les plantes supérieures à l'unité de surface foliaire (m²) et à l'heure; le Soleil (*Helianthus annuus*) décompose ainsi environ 1^{er} 55 de gaz carbonique dans les conditions naturelles moyennes. Un hectare de forêt de Hêtre utilise par

an environ 11 000 kilogrammes de gaz carbonique et un calcul, forcément approché, conduit à regarder la quantité de ce gaz décompose par an à la surface de la terre comme représentant $\frac{1}{70}$ du gaz carbonique total contenu dans l'atmosphère, il existe donc forcément, puisque la teneur de l'air en gaz carbonique reste constante, des phénomènes d'oxydation compensateurs, au nombre de ceux-ci se place la respiration des animaux et des végétaux dépourvus de chlorophylle

L'intensité de la décomposition du gaz carbonique varie, pour une même surface foliaire, avec les différentes espèces, si on la fait égale à 100 pour le Soleil, elle est de 95 pour le Ricin, de 80 pour la Capucine et de 57 pour le Haricot

6 Valeur du rapport des gaz échangés

a. Quotient du phénomène résultant

BOUSSINGAULT a déjà trouvé, pour le quotient $\frac{W_{O_2}}{W_{CO_2}}$ relatif à la résultante des deux sortes d'échangés gazeux qui ont lieu à la lumière chez les plantes vertes, des nombres toujours assez voisins de l'unité, compris entre 0,81 et 1,17, les travaux de BONNIER et MANGIN ont donné à cet égard les mêmes indications, mais dans toutes ces recherches, comme dans celles de DEHÉRAIN et MOISSAN, DEHÉRAIN et MAQUENNE, les expériences ont été exécutées sur des organes détachés, le plus souvent des feuilles, et n'ont eu que quelques heures de durée,

SCHLÆSING FILS s'est livré à l'étude de l'ensemble des échanges gazeux qui ont lieu au cours du développement d'une plante entière (*Cresson*, *Holcus lanatus*, Lin, Moutarde blanche) se poursuivant pendant une période de 6 à 7 semaines

Les plantes étaient introduites dans un vase clos et diverses dispositions permettaient de surveiller chaque jour par l'analyse la composition de l'atmosphère interne, d'introduire quand cela devenait nécessaire de l'acide carbonique en quantité connue et d'absorber (par du cuivre chauffé au rouge) l'excès d'oxygène produit par les végétaux, l'analyse de l'atmosphère du début, de celle qui était réalisée à la fin de l'expérience, l'évaluation de l'oxygène fixé sur le cuivre et de l'anhydride carbonique introduit permettaient de connaître exactement les volumes de gaz carbonique disparu et d'oxygène dégagé. Une expérience témoin, sans culture, renseignait en outre sur l'influence, très peu sensible du reste, du substratum servant de sol à la plante. SCHLÆSING a toujours trouvé dans ces expériences pour le rapport résultant des valeurs supérieures à l'unité (variant de 1,11 à 1,33), aussi bien pour des Algues vertes que pour des plantes Phanerogames.

Dans les expériences précédentes SCHLÆSING s'est attaché à maintenir une composition de l'atmosphère interne aussi voisine que possible, en particulier en ce qui concerne l'oxygène, de la composition de l'air. Nous décrirons avec un peu plus de détail l'appareil qui a servi à l'auteur à établir le rapport de l'oxygène dégagé et du gaz carbonique absorbé, sans chercher à obvier à l'accumulation

de l'oxygène par le fait de l'assimilation chlorophyllienne

Il consiste (fig 23) en un récipient de verre A au fond duquel se trouve le sol de culture, sable très pur imbibé d'une solution minérale nutritive; le bouchon de caoutchouc qui ferme le col est noyé dans du mercure et laisse passer deux tubes, l'un BBC, deux fois recourbé à angle droit, s'élargit en C et plonge par cette région dans une profonde cuvette à mercure, l'autre GG servira à faire le vide et à introduire des volumes bien déterminés d'oxygène et d'azote, ce tube est fermé durant l'expérience

Au début, on fait le vide dans l'appareil et on place le vase A dans un récipient F contenant de l'eau à 30°, de manière à provoquer le dégagement de vapeur d'eau du sol qui effectue un balayage des

gaz, ou envoie à ce moment de l'eau fraîche dans le manchon qui enveloppe le tube, de manière à ce

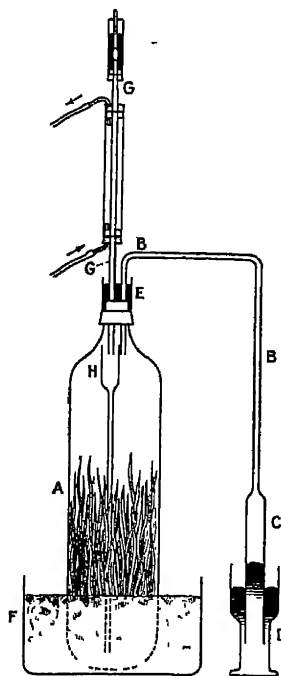


Fig 23 — Appareil de SCHLOESING pour l'étude des échanges gazeux de plantes entières

que celui-ci serve de réfrigérant, un entonnoir à long tube H sert à conduire l'eau de condensation fournie par ce réfrigérant. Le gaz carbonique est introduit par le tube C à l'aide d'un volumètre spécial, les prises de gaz sont également effectuées par ce tube.

Une culture d'*Holcus lanatus* a duré du 21 juillet au 6 septembre, et une expérience témoin, dépourvue de plante, renseignait sur les échanges qui se produisaient entre le sol et l'atmosphère. Si on compare les atmosphères du début et de la fin de la culture, on constate que la quantité d'azote n'a pas varié.

Le volume du gaz carbonique introduit était de 1 540 cm³, il faut y ajouter 11 cm³ dégagés par le sol, soit au total 1 551 cm³, on en a extrait à la fin 23 cm³ 6, il a donc disparu 1 527 cm³ 4.

Quant à l'oxygène, on en a extrait 2 898 cm³ 1, il en a été absorbé 11 par le sol, soit au total de 2 909 cm³ 1, alors qu'il en avait été introduit au début 1 174 cm³ 2, les végétaux en ont donc dégagé 1 735 cm³ 9, et le rapport $\frac{O_2}{CO_2}$ se montre égal à 1,12.

De plus, SCHLÆSING a établi le bilan du carbone au cours de cette expérience, en procédant à l'analyse élémentaire des plantes, ce bilan peut se représenter comme il suit :

AU DEBUT	{	Dans le sol	mgr 58,4
		Dans les graines	8
		Dans le gaz carbonique introduit	820
		TOTAL	892,4

A LA FIN	{		mgr
		Dans le sol	88,7
		Dans les plantes	788,5
		Dans le gaz carbonique restant	12,7
		TOTAL	889,9

On retrouve donc à la fin tout le carbone existant au début.

La valeur du quotient résultant qui vient d'être établie montre que la plante perd de l'oxygène au cours de la végétation, c'est à dire que pour une certaine quantité de gaz carbonique dégagé, le carbone et l'oxygène sont tous deux fournis par la plante même

On sait, depuis BOUSSINGAULT, que la matière organique végétale contient un poids d'hydrogène supérieur à celui qui, avec l'oxygène de cette matière, formerait de l'eau; les résultats précédents sont en accord avec ce fait, et tout se passe comme s'il se dégagait dans l'atmosphère non seulement l'oxygène du gaz carbonique décomposé, mais encore une partie de celui que contient l'eau qui participe à la formation de la matière vivante

Il existe d'autre part une autre cause à cet excès d'oxygène, elle réside dans l'absorption par la plante de sels oxygénés, azotates, sulfates, phosphates, leur réduction par le végétal contribue à rendre le quotient résultant supérieur à l'unité. On voit donc que le pouvoir de purification que possèdent les plantes vertes vis à vis de l'atmosphère est encore plus grand que ne l'avait découvert PRIESTLEY, non seulement elles décomposent le gaz carbonique dégagé par la respiration et les fer-

mentations, mais elles produisent un excès d'oxygène qui correspond d'ailleurs, lors de la décomposition des matières organiques, à l'absorption de ce gaz nécessitée par la combustion de l'azote, d'une partie de l'hydrogène et des éléments minéraux engagés dans ces matières organiques.

b. Quotient d'assimilation

BONNIER et MANGIN, dans leurs travaux sur la respiration des organes verts, ont d'autre part obtenu pour le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O^2}$ des valeurs ordinairement inférieures à l'unité, comprises par exemple entre 0,73 et 0,96, il en résulte que le quotient d'assimilation possède, d'après ces auteurs, une valeur $\frac{O^2}{CO^2}$ voisine de l'unité, mais légèrement supérieure à 1 (de 1,06 à 1,24), nous verrons ailleurs la conclusion qu'ils en tirent au point de vue de la nature des réactions chimiques qui correspondent à ces échanges gazeux

Plus récemment, MAQUENNE et DEMOUSSY ont été amenés au contraire à regarder le quotient d'assimilation comme étant égal à l'unité, aux erreurs d'expérience près; mais le dissentiment porte particulièrement sur le mode d'évaluation des gaz échangés dans le phénomène respiratoire et c'est à propos de cette fonction que nous signalerons les résultats obtenus dans le travail auquel nous faisons allusion.

Les échanges gazeux produits par les plantes

vertes à la lumière nous ont permis de découvrir le phénomène chlorophyllien et d'en effectuer une mesure, mais ils n'en constituent que le point de départ et l'aboutissement, il nous faut maintenant chercher à nous rendre compte de ce qui se passe à l'intérieur du végétal et tout d'abord à connaître la nature du pigment qui intervient dans l'assimilation du gaz carbonique

7 Possibilité d'échanges gazeux autres que ceux du gaz carbonique et de l'oxygène

On a recherché à plusieurs reprises s'il n'existait pas pour les plantes vertes des sources gazeuses de carbone autres que le gaz carbonique et on a surtout pensé à cet égard à l'oxyde de carbone, déjà DE SAUSSURE a été amené à le considérer comme une substance inerte, mais BOTTOMLEY et JACKSON, expérimentant avec la Capucine, ont cru pouvoir conclure que l'oxyde de carbone est utilisé par les plantes vertes; les auteurs estimaient l'utilisation du gaz en question, l'atmosphère étant débarrassée de gaz carbonique, par la formation d'amidon dans les feuilles, KRASCHENINNIKOFF, employant la méthode d'analyse eudiométrique d'une atmosphère chargée d'une quantité connue d'oxyde de carbone, n'a pu au contraire mettre en évidence la moindre assimilation de ce gaz

Les carbures d'hydrogène ne sont pas davantage utilisés par les plantes vertes, d'après les recherches de BOUSSINGAULT. On n'a pas non plus mis en évidence de gaz autre que l'oxygène résultant du phénomène chlorophyllien

B — LA CHLOROPHYLLE

Le pigment vert qui caractérise morphologiquement les plantes autotrophes se trouve localisé dans des organites spéciaux du cytoplasme, appelés *chloro-oleucites*, il y existe à l'état de gouttelettes ou de granules verts ou bien y constitue une couche périphérique homogène, le plus souvent, les *chloro-oleucites* sont assez nombreux dans une même cellule et y affectent la forme de grains, c'est ce qui arrive chez les plantes supérieures où l'organe particulièrement riche en chlorophylle est constitué par la feuille

Si nous pratiquons une coupe perpendiculaire à la surface d'une feuille, on constate que tout le parenchyme situé entre les deux épidermes est constitué, dans les régions qui séparent deux nervures voisines, par des cellules vertes dont l'ensemble forme le tissu assimilateur, le parenchyme foliaire chlorophyllien présente, suivant les cas, deux formes typiques le *tissu palissadique* est formé de cellules nettement allongées perpendiculairement à la surface de la feuille et pouvant constituer plusieurs assises superposées, le *tissu lacuneux* est constitué par des cellules sensiblement isodiamétrales, laissant entre elles des lacunes dont le volume arrive à atteindre ou dépasse celui des cellules elles-mêmes.

Pour les feuilles de beaucoup de Dicotylédones (Hêtre, Chêne), les deux tissus coexistent, le premier est alors localisé du côté de la face supérieure, le second adhérent à l'épiderme inférieur, il

s'agit alors de feuilles dites bifaciales (fig. 24) Mais on connaît d'autre part de nombreux exemples, réalisés surtout chez les Monocotylédones, où tout le parenchyme foliaire a la disposition palissadique [fig 25] (*Iris*) ou lacuneuse (*Orchidées* .); les feuilles ainsi constituées sont appelées homogènes ou centriques

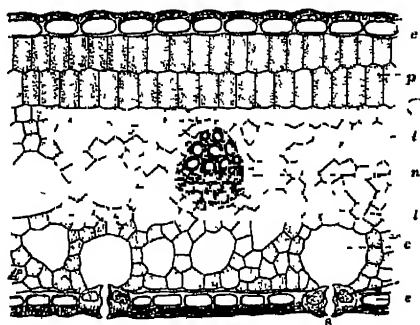


Fig 24. — Coupe d'une feuille à structure bifaciale le parenchyme chlorophyllien est palissadique (p) vers la face supérieure, lacuneux (l) vers la face inférieure

Ajoutons que les cellules épidermiques sont très généralement dépourvues de chloroleucites, il n'y a d'exception que pour les cellules stomatiques qui, chez beaucoup de plantes, sont beaucoup plus répandues ou même uniquement localisées sur l'épiderme de la face inférieure

Au point de vue de l'origine des chloroleucites, nous nous contenterons de signaler le fait que les récentes recherches de GUILLIERMOND amènent à les

considérer comme dérivant de l'appareil mitochondrial de la cellule, on désigne sous ce nom des dif-

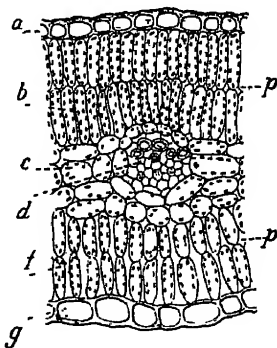


Fig 25 — Coupe d'une feuille à structure centrique dans laquelle du tissu palissadique est développé suivant les deux faces

ferenciations du protoplasme qui ont longtemps échappé aux recherches des histologistes, parce qu'il s'agit de constituants cellulaires qui sont détruits par l'acide acétique et par l'alcool, corps entrant dans la composition de la plupart des fixateurs ordinairement employés, lorsque les tissus sont au contraire fixés par des liquides appropriés, amenant la chromisation préalable des mitochondries, celles-ci peuvent

subir sans dommage l'action de l'alcool et on peut suivre sur des préparations la transformation de certaines d'entre elles en chloroleucites

Chez les Algues les cellules peuvent ne contenir qu'un petit nombre ou même un seul chloroleucite, qui par contre atteint souvent un grand développement, c'est ainsi que chez les Spirogyres (fig 26) il existe une ou plusieurs lames vertes disposées en hélice dans la partie périphérique du protoplasme, dans les Mésocarpes c'est une lame axiale unique qui représente l'appareil chlorophyllien, chez les *Diaparnaldia* (fig 27, 1) il s'agit d'un anneau occupant la zone équatoriale des cellules qui ont la

forme de tonnelets, chez les *Cladophora* on observe un chloroleucite réticulé (fig 27, II)

Quelle que soit la forme des chloroleucites on observe fréquemment à leur intérieur des inclusions se colorant en bleu par l'iode, il s'agit d'amidon dont la formation est, nous le verrons, intimement liée à la présence de la chlorophylle

1 Extraction de la chlorophylle

La substance verte localisée dans les chloroleucites peut être extraite très aisément de la feuille par suite de sa solubilité dans l'alcool, il suffit de broyer des feuilles riches en pigment (Épinard, Ortie, Lamier blanc) en présence d'alcool fort, on obtient ainsi une solution très foncée, présentant une fluorescence très marquée, et que PELLETIER et CAVENTOU (1817) ont désignée pour la première fois sous le nom de chlorophylle.

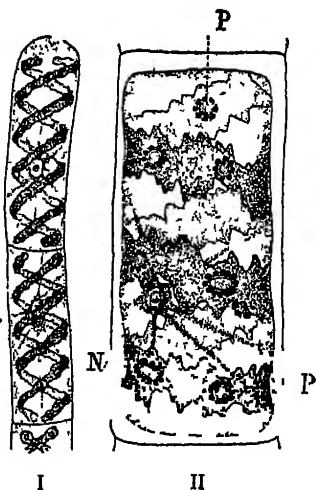


Fig 26 — Cellules de *Spirogyres* contenant en I deux chloroleucites en forme de lames disposées en hélice, l'espèce représentée en II ne possède qu'un seul chloroleucite *N*, noyau, *P*, pyrénoides, régions du chloroleucite autour desquelles se forment des grains d'amidon

Mais il est facile d'autre part de reconnaître que ce pigment n'est pas constitué par une substance unique, qu'il est formé au contraire par un mélange de différentes substances. Reprenons la solution

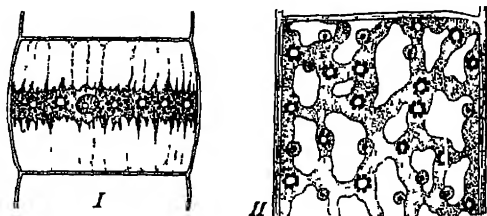


Fig 27 — I, cellule de *Draparnaldia* avec un chloroleucite équatorial annulaire, II, chloroleucite réticulé de *Gladophora* avec pyrénoides p

alcoolique de ce qu'on peut appeler la chlorophylle totale, si on vient à lui ajouter, lorsqu'elle est suffisamment diluée, de la benzine, à agiter le mélange des deux solvants puis à laisser reposer, on observe que l'émulsion de benzine dans l'alcool se détruit peu à peu, la benzine se sépare de l'alcool et se rassemble à la partie supérieure, or on constate que cette benzine est très fortement colorée en vert, alors que l'alcool n'a plus qu'une teinte jaune, la benzine a ainsi séparé un pigment vert qu'on peut appeler la *chlorophylle proprement dite* (ou plus simplement la chlorophylle) de pigments présentant une autre coloration.

On peut encore, pour effectuer la séparation des deux sortes de pigments, utiliser le pouvoir absorbant du noir animal, une solution alcoolique de chloro-

phylle totale est entièrement décolorée par ce produit, si on traite ensuite le noir animal par de l'alcool à 65° on ne dissout que des pigments jaunes, un traitement ultérieur par l'éther enlève ensuite la chlorophylle ou plus exactement les chlorophylles proprement dites

Xanthophylles ou carotines

Les substances qui colorent l'alcool en jaune constituent encore à leur tour un mélange de deux sortes de pigments les *xanthophylles*, qui sont peu solubles dans l'éther de pétrole et sont facilement transformés par les alcalis, et les *carotines*, très solubles dans l'éther de pétrole et inaltérables par les alcalis. Xanthophylles et carotines ne jouant aucun rôle dans le phénomène de l'assimilation du gaz carbonique, il nous suffira d'en donner les principales caractéristiques avant d'étudier plus spécialement les chlorophylles proprement dites

C'est à des xanthophylles que les plantes étiolées, c'est à dire développées à l'obscurité, doivent leur coloration jaune, ces plantes permettent d'extraire facilement la xanthophylle à l'aide de l'alcool, les pigments verts n'existant pas dans ces conditions, il suffit de laver les feuilles jaunes à l'eau bouillante, de les sécher, de les pulvériser et de traiter par l'alcool

Il s'agit de substances qu'on peut obtenir à l'état cristallisé et auxquelles on reconnaît actuellement la formule $C^{40}H^{56}O^2$ et qui apparaissent par suite comme des produits d'oxydation des carotines (oxy-

carotines) Il en existe plusieurs variétés, comme l'a mise en évidence la méthode des absorbants dont nous allons être amené à parler à propos des chlorophylles proprement dites

Les carotines (érythrophylles) sont des carbures d'hydrogène ($C^{26}H^{38}$ d'après ARNAUD, $C^{40}H^{56}$ d'après WILLSTÄTTER), ces corps cristallisent à partir de leur solution en tablettes rhomboidales et apparaissent d'un rouge orangé par transmission, d'un bleu

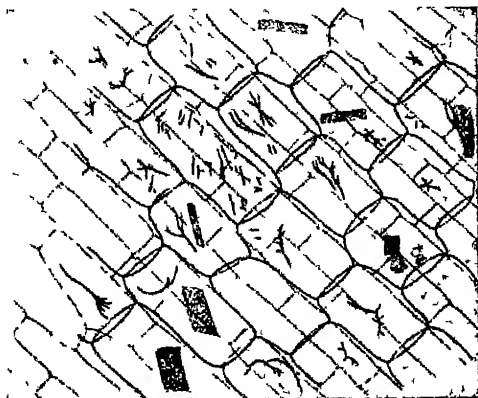


Fig 28 — Cristaux de carotène dans cellules de la feuille d'*Elodea*

verdâtre par réflexion, de tels cristaux se forment d'ailleurs normalement dans les cellules de feuilles âgées, en présence de l'acide sulfurique concentré les carotènes se dissolvent avec production d'une coloration bleu indigo foncée

Il s'agit de pigments très répandus dans le règne

vegetal et pouvant exister en dehors de tout pigment chlorophyllien, on en a signalé chez les Champignons [*Mucorinees* (*Pilobolus*), *Ascomycètes* (*Veirpa*) .] et dans des organes non verts de végétaux supérieurs, dans le tubercule de la Carotte, où on l'a tout d'abord étudiée, la carotène apparaît dans les cellules à l'état cristallisé sous forme de tablettes (chromocristallites) (fig 28), de même les fruits jaunes ou d'un rouge orange doivent leur coloration à des substances de cette série, on les observe alors à l'état de corps figurés existant à l'intérieur de leucocytes qu'on désigne sous le nom de *chromoleucocytes* et qui paraissent n'être que des chloroleucocytes transformés

Si, avec COURCHET, on suit le développement de la Tomate, on voit en effet les cellules périphériques du péricarpe contenir d'abord un pigment vert, puis celui-ci diminue peu à peu et il apparaît des corps orangés formés par de la carotène, dans le fruit mûr toute chlorophylle a disparu. De même dans la Courge le pigment vert fait place insensiblement, vers la périphérie des leucocytes, à de la carotène qui apparaît finalement sous la forme d'une

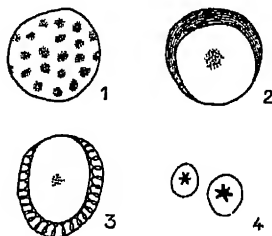


Fig 29. — Chromoleucocytes, 1, 2, 3 du fruit de Courge, 4, chromoleucocyte contenant des granulations jaunes, 2, chromoleucocyte présentant un pigment réparti à la périphérie, dans le chromoleucocyte 3 ce pigment se présente sous la forme d'une spirale, 4, chromoleucocytes de la Tomate avec pigment cristallisé vers le centre

lame contournée en hélice et dont l'ensemble se trouve contenu, d'une manière excentrique, dans une zone ayant en coupe optique la forme d'un croissant (fig 29)

Ce sont encore des carotines qu'on rencontre dans les feuilles florales colorées en jaune, orange ou rouge orangé, ainsi que dans les pollens présentant cette gamme de couleurs (Bouillon blanc)

Carotines et xanthophylles fixent très facilement l'oxygène et certains auteurs ont été amenés à les considérer comme jouant, de par cette propriété, un rôle important dans les phénomènes respiratoires (*pigments respiratoires* de PALLADINE)

2 Chlorophylles proprement dites

Revenons à la matière pigmentaire séparée par la benzine de la solution alcoolique complexe, ici encore nous nous trouvons en présence d'un mélange de plusieurs substances, ETARD avait déjà montré que les chlorophylles proprement dites ont des propriétés sensiblement différentes suivant les espèces végétales et qu'il pouvait même en exister plusieurs chez une même plante, c'est ainsi qu'il a pu isoler de la Luzerne 4 pigments verts, 4 medicagophylles, différant entre eux par un ensemble de propriétés chimiques et physiques. Mais c'est surtout TSVETZ qui a établi la méthode mettant en évidence cette pluralité des chlorophylles et en permettant une séparation facile.

Il s'agit d'une méthode purement physique dénommée par son auteur *méthode chromatographique par adsorption*; elle consiste essentiellement à faire

passer une solution de chlorophylle dans la benzine, le sulfure de carbone . à travers une colonne d'une matière inerte finement pulvérisée (carbonate de calcium précipité, sucre, inuline), on constate que dans ces conditions les pigments sont retenus en des zones différentes et qu'il s'établit une sorte de stratification correspondant à des substances diversement colorées, la colonne prend l'aspect d'une sorte de spectre, elle constitue un *chromatogramme*.

Si on opère par exemple à partir de solutions de chlorophylle totale dans du sulfure de carbone, on obtient dans la colonne de carbonate de calcium la série suivante de zones d'absorption

- 1° Une zone incolore,
- 1° Une zone jaune contenant une xanthophylle désignée par Tsvetn par la lettre β ,
- 3° Une zone d'un vert olive sombre, correspondant à la chlorophylle β ,
- 4° Une zone retenant la chlorophylle et de couleur vert bleu foncé,
- 5° Une zone correspondant à deux pigments xanthophylliens,
- 6° Une zone incolore,
- 7° Une dernière zone contenant une xanthophylle orangée

Quant aux carotines, elles traversent intégralement la colonne sans être fixées

Cette méthode très sensible est basée sur le fait que les différentes matières pigmentaires présentent des propriétés très variables en ce qui concerne les modifications qu'elles font subir à la tension super-

ficielle des solutions, or, suivant un théorème de GIBBS, une substance qui déprime la tension superficielle d'un solvant tend à s'accumuler à sa surface, à y être adsorbée, et le coefficient de partage entre la solution et la surface peut devenir infiniment petit, pratiquement nul, dans la colonne de carbonate de calcium les substances pigmentaires sont donc adsorbées à la surface des grains de craie et elles se séparent suivant l'ordre décroissant de leur activité sur la tension superficielle

Nous voyons donc, en même temps que les pigments xanthophylliens sont multiples, qu'il existe au moins deux chlorophylles proprement dites, la chlorophylle α est la plus abondante et sa solution étherée est bleue, la chlorophylle β donne avec l'éther une solution d'un vert olive. Une fois retenus par la substance qui les a adsorbés, les pigments peuvent être repris par un solvant en faisant agir celui-ci sur la zone correspondante du tube où s'est constitué le chromatogramme, on peut ainsi évaluer les proportions de chaque pigment et on trouve qu'en moyenne 1 000 grammes de substance fraîche d'une feuille contiennent les quantités suivantes de pigments :

Chlorophylle α	2
— β	0,75
Carotines	0,16
Xanthophylles	0,33

On peut du reste isoler les deux chlorophylles α et β sans avoir recours à la méthode que nous venons d'exposer, en s'adressant à des solvants appropriés. Si on traite des feuilles desséchées par

de l'acétone a 85 % on dissout l'ensemble des pigments constituant la chlorophylle totale ; cette solution, reprise par l'éther de pétrole et l'eau, donne une émulsion d'où se sépare l'éther qui entraîne à son tour les différents pigments, en ajoutant un égal volume d'alcool méthylique à 92 % il se forme deux couches, l'une, constituée par l'éther de pétrole, contient des carotines et la chlorophylle α , l'autre, constituée par l'alcool méthylique, les xanthophylles et la chlorophylle β , il suffit ensuite de séparer chacune des chlorophylles des pigments jaunes qui l'accompagnent.

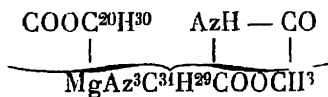
a Composition chimique

HOPPE-SEYLER (1879), analysant les cendres des chlorophylles, y a mis en évidence du phosphore et du magnésium, mais pas de fer, contrairement à ce qu'on pensait auparavant, le même auteur obtint d'autre part, à partir des dérivés de la chlorophylle, de la glycérine, de l'acide phosphorique, de la choline et un corps acide, l'acide chlorophyllanique, il arriva à cette notion que la chlorophylle est une sorte de lécithine dans laquelle le principe colorant joue le rôle d'un acide gras.

Cette étude chimique des chlorophylles vient d'être reprise récemment par différents auteurs (TSVETZ, WILLSFETTER, MARCHLEWSKI.) et la conception d'HOPPE-SEYLER a été reconnue inexacte. Les chlorophylles sont des substances azotées contenant du magnésium, mais le phosphore n'intervient pas dans sa constitution, elles apparaissent comme étant des éthers composés d'acides carbonés

tribasiques, l'un des carboxyles est engagé dans un noyau lactamique, un second etherifié avec l'alcool méthylique, le troisième combine avec un alcool particulier, le *phytol* ($C^{20}H^{30}OH$)

La chlorophylle α aurait ainsi comme formule

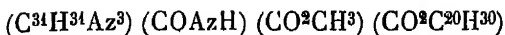


Quant à la chlorophylle β , elle est un peu plus riche en oxygène et diffère peut-être de la précédente par un second noyau lactamique

Dérivés de la chlorophylle

On connaît un très grand nombre de substances dérivées de la chlorophylle, nous n'en signalerons que deux sortes, les unes se rapportent à des matières qu'on a observées chez les végétaux, les autres sont intéressantes à envisager parce qu'elles nous montrent les relations chimiques existant entre le pigment vert des plantes et l'hémoglobine des animaux.

Sous l'influence des acides contenus dans les cellules ou introduits artificiellement, les solutions de chlorophylle acquièrent rapidement une teinte brunâtre, due à la formation de substances qu'on a désignées sous le nom de *chlorophyllanes*, ici encore il s'agit de plusieurs substances, Tsvett en a isolé deux à l'état de pureté par sa méthode d'adsorption, ce sont des substances dépourvues de magnésium, la formule proposée pour la chlorophyllane α est la suivante



Les chlorophyllanes peuvent se combiner à des métaux tels que le zinc ou des sels de cuivre, de zinc, de fer, et il est vraisemblable que les métaux prennent alors la place du magnésium qui existe dans les chlorophylles dont dérivent les chlorophyllanes. Sous l'action des alcalis caustiques, les chlorophyllanes subissent une saponification amenant la formation de phytol et de substances azotées variées, phytochlorines, phytorhodines qui ne nous retiendront pas

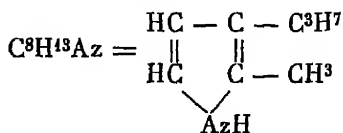
A la chlorophyllane α correspond une solution éthérée d'un gris vert, à la chlorophyllane β une solution étherée d'un brun jaune

Si on fait agir les alcalis sur les chlorophylles elles-mêmes, ils déterminent la formation d'acides carbonés de basicité différente suivant la température à laquelle s'effectue la réaction, la lessive de potasse à la température d'ébullition donne naissance à des acides tribasiques appelés *chlorophyllines* et de formule $\text{MgAz}^4\text{C}^{34}\text{H}^{31}(\text{CO}^2\text{H})^3$, à 140° on obtient des acides bibasiques, isomères, *glauco-phyllines* et *rhodophyllines* $\text{MgAz}^4\text{C}^{34}\text{H}^{32}(\text{CO}^2\text{H})^2$, à 200° enfin la réaction aboutit à des acides monobasiques, les *pyrophyllines* et les *phyllophyllines*, $\text{MgAz}^4\text{C}^{34}\text{H}^{33}(\text{CO}^2\text{H})$

Toutes ces phyllines contiennent le magnésium de la chlorophylle, mais on peut leur enlever ce métal en les traitant par des acides, on obtient ainsi toute une série nouvelle de corps appelés *porphyrynes*; considérons par exemple les pyrro-

phyllines, elles donnent naissance à des pyrroporphyrines de formule $C^{32}H^{36}O^2Az^4$ où Mg est remplacé par H^2 , et il n'est pas sans intérêt de signaler qu'on obtient quelque chose de tout à fait analogue avec l'hémoglobine, substance colorante rouge du sang, celle-ci est une combinaison d'une substance albuminoïde avec l'hématine qui représente 5 % de la substance, cette hématine isolée a pour constitution $FeAz^4C^{32}H^{32}O^4$ rappelant beaucoup celle d'une pyrrophylline, mais où le magnésium est remplacé par le fer

Sous l'action de l'acide chlorhydrique fumant, l'hématine donne naissance à l'hématoporphyrine $C^{32}H^{36}O^6Az^4$, ne différant de la pyrroporphyrine que par la teneur en oxygène; on peut la considérer comme une dioxypyrroporphyrine. On arrive ainsi à trouver une parenté de constitution entre des produits dérivés des pigments chlorophyllien et sanguin, et la ressemblance se précise encore davantage par la nature des substances que peuvent fournir la pyrroporphyrine et l'hématoporphyrine, ces deux corps aboutissent en effet à l'hémopyrrol, qui est un méthylpropylpyrrol

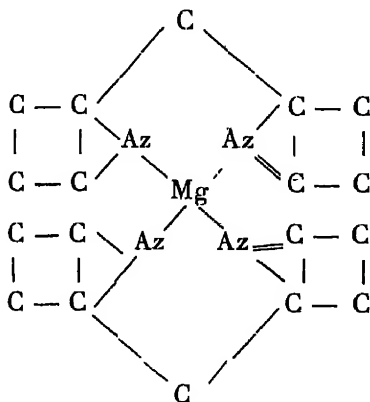


substance qui absorbe l'oxygène de l'air pour donner l'urobiline.

Les deux pigments animal et végétal, dont les rôles physiologiques sont capitaux, mais d'ailleurs

fort différents, se rattachent donc au pyrrol et on a été tout d'abord très frappé du fait de cette parenté chimique, mais le radical pyrrol se retrouve dans beaucoup de substances albuminoïdes, dans les alcaloïdes, etc, de sorte que le rapprochement n'a pas la valeur qu'on a cru tout d'abord devoir lui attribuer

De ce qui précède et de l'étude des autres dérivés de la chlorophylle WILLSTÄTTER a été amené à admettre pour cette substance un noyau semblable à celui de l'hématine et qu'on peut ainsi représenter



Le magnésium s'y trouve lié à des noyaux pyrroliques

b Propriétés optiques; spectre d'absorption

Parmi les propriétés physiques de la chlorophylle il convient d'examiner la manière dont le pigment

se comporte au point de vue de l'absorption de la lumière, la nature des radiations retenues par la chlorophylle et ses dérivés peut servir à les caractériser, comme cela a lieu pour n'importe quelle substance chimique, mais, en dehors de cet intérêt banal, le mécanisme même de l'assimilation du gaz carbonique est lié d'une manière intime aux propriétés absorbantes que la chlorophylle possède vis à vis de la lumière.

Si nous faisons traverser à de la lumière émise par un bec Auer une solution benzénique de chlorophylle totale, on constate que le spectre obtenu présente des régions noires, correspondant à des radiations absorbées par les pigments, pour une concentration et une épaisseur de liquide moyennes on obtient des bandes d'absorption qu'on peut aisément repérer. Si A, B, C, D, E, F, G désignent les raies de FRAUENHOFER du spectre solaire, les sept régions d'absorption sont les suivantes (fig 30, A). En I se trouve une bande compacte, la plus large, située dans le rouge, occupant toute la région comprise entre les raies B et C et s'étendant un peu au delà de cette dernière, la bande II, plus étroite et constituée par une série de fines raies distinctes, se trouve située dans l'orangé, entre C et D, les bandes III et IV ont une allure semblable à celle de la bande II et se trouvent, la première dans le jaune, au delà de la raie D du sodium, la seconde à la limite du jaune et du vert, en deçà de la raie E, dans la moitié la plus réfrangible du spectre on observe trois régions d'absorption, V, VI et VII, formées chacune d'un très grand nombre de raies, V

et VI se trouvent dans le bleu, VII dans le violet

Si la concentration augmente, ou si, pour une même concentration, la couche liquide interposée devient plus épaisse, chacune des sept régions que nous venons de distinguer s'élargit et elles

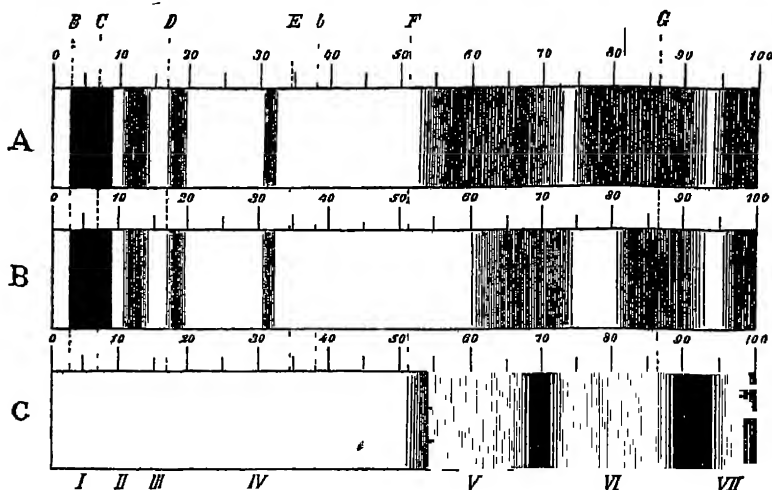


Fig 30 — Spectres d'absorption des pigments chlorophylliens, le spectre supérieur A correspond à une solution alcoolique de chlorophylle totale, le spectre moyen B est celui d'une solution de chlorophylle proprement dite dans la benzène, le spectre inférieur C est celui de la solution alcoolique de xanthophylle et de carotène

arrivent à confluer, d'abord dans la région bleu-violet qui est totalement absorbée, puis dans la région la moins réfrangible (fig 31)

Vient-on au contraire à se servir d'une solution moins concentrée ou interposée sous une épaisseur

moindre, les raies se réduisent peu à peu et chacune des sept régions que nous avons envisagées se réduit, avant de disparaître, à une ou plusieurs raies très étroites, qu'on désigne sous le nom d'*axes* des bandes correspondantes, leur emplacement permet de définir très exactement les diverses régions d'absorption, c'est ainsi que la bande I, la plus importante, se réduit à deux raies géminées correspondant à des radiations de longueurs d'onde respectivement égales à 661 et 641 μ .

Les carotines et les xanthophylles ont des spectres d'absorption (fig 30, C) qui n'intéressent que la moitié la plus réfrangible du spectre, du bleu au violet,

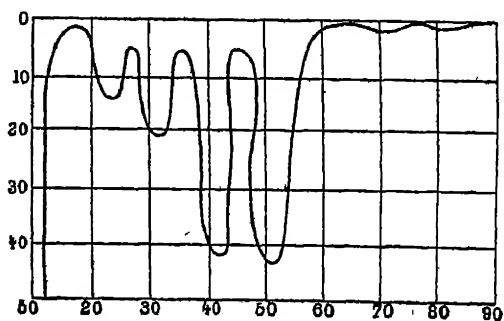


Fig. 31. — Courbe de l'absorption des radiations lumineuses par la chlorophylle en fonction de la concentration

les bandes d'absorption sont analogues aux bandes V, VI et VII de la chlorophylle totale, leur allure et leur emplacement varient d'ailleurs légèrement avec les divers pigments jaunes

Le spectre de la chlorophylle pure (fig. 30, B) est

par suite formé par les bandes I-IV et par les bandes V, VI, VII qui s'ajoutent à celles des carotines et des xanthophylles et leur sont très comparables

L'étude isolée des propriétés présentées par les chlorophylles α et β vis à vis de la lumière permet de montrer que les spectres d'absorption de ces deux sortes de pigments sont très voisins, mais différent cependant dans le détail, c'est ainsi que l'existence d'un axe geminé pour la bande I, observée pour l'ensemble des deux sortes de pigments, s'explique par le fait que la chlorophylle α présente une bande d'absorption dont l'axe unique correspond à 661μ , l'autre axe est relatif à la chlorophylle β , de même la bande V est spéciale à la chlorophylle β , alors que la bande VI correspond à l'autre variété, les nombres suivants donnent d'ailleurs les longueurs d'onde correspondant aux axes des bandes d'absorption des deux chlorophylles élémentaires

	I	II	III	V	VI	VII
Chlorophylle α	661	610	570		492	432
— β	641	612	292	542		455

Les dérivés de la chlorophylle présentent des spectres d'absorption analogues à celui que nous venons de décrire, qu'il nous suffise de dire que les chlorophylles en ont un qui diffère du précédent en ce que les bandes, et particulièrement la bande I, sont moins nettement délimitées et sont estompées sur leurs bords, c'est un phénomène qu'on observe lorsqu'on emploie une solution de chlorophylle qui n'est pas très fraîche

La valeur explicative de ces bandes d'absorption de la chlorophylle vis à vis du mécanisme de l'assimilation ne saurait exister que si la chlorophylle présente bien exactement les mêmes propriétés lorsqu'elle est contenue dans les cellules vivantes, c'est à dire en dehors de tout traitement chimique, on s'est assuré qu'il en est bien ainsi en étudiant le spectre d'absorption de feuilles dont la translucidité se prête à l'expérience, dans ces conditions on obtient exactement les mêmes bandes d'absorption, qui se trouvent simplement toutes un peu décalées vers le rouge, ce qui tient à la nature différente du substratum, ce phénomène accessoire se produit aussi lorsqu'on ajoute de la gélatine à la solution de chlorophylle

Fluorescence Les solutions de chlorophylle émettent une lueur rougeâtre dont la longueur d'onde moyenne $650 \mu\mu$ (la région s'étend de 680 à $620 \mu\mu$) correspond sensiblement à la bande principale d'absorption du spectre chlorophyllien

3 Conditions de formation de la chlorophylle

La formation de la chlorophylle est sous la dépendance d'un très grand nombre de facteurs, mais celui qui intervient avec le plus d'évidence est la lumière

a Action de la lumière

Nécessaire au fonctionnement de la chlorophylle la lumière est également indispensable pour sa production, c'est un fait banal que les végétaux normalement verts sont uniquement colorés en jaune par la xanthophylle lorsque leur dévelop-

pement s'effectue à l'obscurité, l'expérience montre d'autre part qu'une lumière assez faible est suffisante pour faire apparaître dans les cellules des quantités normales de chlorophylle et que l'optimum d'éclairement correspond à une valeur moyenne. FAMINZINE a montré par exemple que des plantes etiolées verdissent plus rapidement lorsqu'elles sont exposées à la lumière solaire tamisée par des feuilles de papier qu'à la lumière directe.

Si on cherche à faire la part qui revient aux diverses radiations dans la formation de la chlorophylle, on constate que le maximum d'action a lieu pour le jaune. Pour effectuer cette étude on s'est servi surtout de cloches à double paroi (fig 32) remplies de solutions diversement colorées, si on emploie par exemple une solution de bichromate de potassium de concentration moyenne,

on ne laisse arriver à la plante contenue dans la cloche que les radiations correspondant à la moitié la moins réfrangible du spectre, c'est à dire le rouge, l'orangé, le jaune et une partie du vert, avec une solution ammoniacale d'oxyde de cuivre on laisse au contraire passer les autres radiations en arrêtant les précédentes.

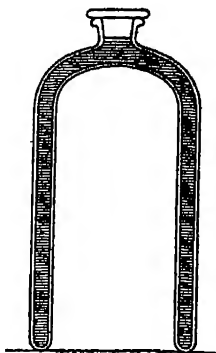


Fig 32 — Cloche à double paroi contenant une solution colorée et servant à étudier l'action des diverses radiations sur la formation et le fonctionnement de la chlorophylle.

A une lumière de faible intensité on observe que le verdissement est beaucoup plus rapide sous la première cloche que sous la seconde, mais le résultat est fonction de l'intensité lumineuse, avec une lumière intense on constate en effet que ce sont les plantes qui se trouvent dans la seconde cloche qui forment leur chlorophylle le plus rapidement, nous expliquerons bientôt cette apparente contradiction.

On a cherché à préciser le rôle de diverses radiations dans le verdissement et on a montré qu'en particulier les radiations obscures infra-rouges sont sans action, on s'en assure en plaçant des plantules étioilées à l'intérieur d'une cloche à double paroi contenant une solution assez concentrée d'iode dans le sulfure de carbone, cette même solution, employée à une plus faible concentration, laisse passer les rayons rouges situés entre les raies A et I du spectre et celles-ci se montrent également inefficaces. Quant aux radiations ultra-violettes, qui, laisse passer une mince feuille d'argent, elles n'ont qu'une très faible action.

Si la lumière intervient de toute nécessité dans la production de la chlorophylle pour la plupart des plantes vertes, il y a cependant à cette règle des exceptions, c'est ainsi que les feuilles d'Oignon, les plantules de divers Conifères, les embryons de Gui, de *Viola*, certaines Fougères et bon nombre d'espèces d'Algues vertes unicellulaires sont capables de développer de la chlorophylle à l'obscurité on s'est assuré qu'il s'agit bien ici d'un pigment assimilateur, les plantules de *Pinus Pinea*, de *P*

silvestris ou de *Picea excelsa* développées à l'obscurité sont en effet capables d'effectuer le phénomène d'assimilation aussitôt qu'elles sont exposées à la lumière.

Remarquons d'autre part que les branches de *Picea*, placées au printemps à l'obscurité donnent des pousses entièrement étioles, il existe donc entre les pousses et les graines d'une même espèce une différence radicale dans la manière dont elles se comportent à l'obscurité en ce qui concerne la formation de la chlorophylle, ces faits ont conduit LUBIMENKO à émettre l'hypothèse que les graines diffèrent des tiges en ce qu'elles contiennent une substance capable de donner naissance à la chlorophylle en dehors de tout éclaircissement et que la lumière n'agirait sur les feuilles ordinaires que pour déterminer la formation de cette substance, sorte de prochlorophylle, qui serait capable, dans certaines espèces végétales, d'émigrer dans la graine.

b Action de la température sur le verdissement

La vitesse du verdissement, pour un éclaircissement donne, dépend de la température, comme il arrive d'ailleurs pour toutes les fonctions des êtres vivants, c'est ainsi que les expériences de WIESNER ont donné les résultats suivants pour des plantules étioles d'Orge

Temperature	Temps au bout duquel apparaît le verdissement
—	—
2-4° C	∞
4-5°	7 h 15 min
10°	2 h 30 —
18°	1 h 40 —
30°	1 h 35 —
38°	4 h.
40°	∞

C'est donc au voisinage de 30° que vient se placer la température optima, dont la valeur est d'ailleurs essentiellement variable avec l'espèce végétale

c Action de diverses substances chimiques sur le verdissement

L'apparition de la chlorophylle est d'autre part sous la dépendance d'un certain nombre de substances dont la présence en quantité suffisante est nécessaire pour que le pigment se constitue. On sait depuis longtemps que le fer est au nombre de ces corps, des plantes développées sur des solutions exemptes de toute combinaison ferreuse ou ferrique apparaissent comme chlorotiques et ce fait a contribué longtemps à faire croire que le fer entraînait dans la constitution chimique de la chlorophylle

On observe pour la même raison des cas de chlorose sur des végétaux qui se développent sur des terrains trop riches en matières humiques, les substances organiques qui forment la matière noire de ces sols retiennent énergiquement le fer par le phénomène d'absorption et le soustraient ainsi aux plantes, les cas de chlorose de cette catégorie sont

ainsi fréquents sur les arbres fruitiers tels que les Poiriers, vient-on à percer à la vrille un trou dans un rameau de tels arbres et à y introduire un cristal de sulfate ferreux, on ne tarde pas à voir les feuilles situées au dessus de ce trou verdir abondamment.

L'oxygène est également nécessaire, il suffit, pour le montrer, de placer des feuilles ou portions de feuilles étiolées à la surface d'eau contenue dans de petits cristallisoirs et de recouvrir certains de ces organes à l'aide du fond de cristallisoirs de plus faible diamètre que les précédents, dans ces conditions, la feuille absorbe vite l'oxygène qui est dissous dans l'eau et qui ne peut se renouveler que très lentement et on n'observe pas de verdissement, alors que les organes laissés en communication directe avec l'atmosphère ne tardent pas à former leur pigment vert (PALLADINE)

Les sucres interviennent aussi dans la production de la chlorophylle, si on répète l'expérience précédente en plaçant des feuilles étiolées, les unes à la surface d'eau pure, les autres à la surface de solutions glucosees, on constate que le verdissement à la lumière est beaucoup plus rapide et devient plus intense dans le second cas, on arrive au même résultat en faisant des cultures de plantes supérieures en présence de solutions purement minérales ou de liquides contenant en outre divers sucres, tels que le glucose, le levulose, le saccharose, le maltose, le raffinose, la glycérine.

Cette action des sucres sur la formation de la chlorophylle n'apparaît pas d'ailleurs avec toutes les plantules, c'est ainsi que si on s'adresse à des

feuilles étiolées de Lupin, on observe qu'elles se comportent, comme nous venons de le dire, très différemment sur de l'eau pure ou sur une solution de glucose, mais dans l'expérience répétée avec de jeunes feuilles étiolées de Blé on constate qu'il se produit un verdissement comparable dans les deux cas, cela tient à ce que les feuilles de Blé contiennent d'abondants composés sucrés qui font au contraire défaut dans les feuilles de Lupin, le Blé se suffit donc à lui-même en ce qui concerne la condition envisagée

La concentration des sucres employés en solution dans les expériences qui viennent d'être rapportées n'est pas indifférente, en ce qui concerne par exemple le saccharose le verdissement est surtout favorisé par des concentrations faibles ou moyennes, mais si la proportion de sucre atteint 35 % on constate que la chlorophylle ne se forme pas, même au bout de plusieurs jours, à la lumière. D'ailleurs il en va de même pour beaucoup d'autres substances, si on a reconnu en effet que l'absence des éléments minéraux nécessaires au développement général des végétaux amène une diminution de la production de la chlorophylle, le même phénomène est également produit par un apport trop considérable de certaines de ces substances dont la mieux étudiée à cet égard est le chlorure de sodium, les plantes des régions salées sont relativement pauvres en chlorophylle, et il en va de même des végétaux qui se développent artificiellement sur des solutions nutritives trop concentrées.

d Action des anesthésiques sur le verdissement

Bien qu'il ne s'agisse plus de conditions réalisées normalement, signalons encore l'action des anesthésiques sur le verdissement, action inhibitrice qu'il convient de rapprocher de celle qu'exercent ces substances sur le fonctionnement même du pigment assimilateur

Si on place (TRÉBORESCO et COUPIN) des plantules étiolées de Blé dans des cloches de 10 litres, exposées à la lumière, et dans certaines desquelles on introduit une dose de chloroforme ($0\text{ cm}^3\text{ 8}$) ou d'éther (5 centimètres cubes) n'ayant pas d'action sur la vitalité des végétaux mis en expérience, on constate qu'au bout de 7 heures il n'y a pas verdissement appréciable en présence des anesthésiques alors que les plantes placées dans une atmosphère normale sont devenues franchement vertes, le sulfure de carbone présente une action analogue.

Ces expériences montrent d'ailleurs que les doses inhibitrices du verdissement sont variables avec les diverses espèces végétales et même avec les divers organes d'une même plante; c'est ainsi que les feuilles d'une plantule de Blé verdissent uniquement à la base au bout de 24 heures lorsqu'elles sont placées dans une atmosphère contenant 3 centimètres cubes d'éther pour 10 litres, de même des plantules de Lupin blanc, placées pendant 24 heures dans une atmosphère contenant 5 centimètres cubes d'éther pour 10 litres présentent de la chlorophylle dans leurs cotylédons, alors qu'il ne s'en forme pas trace dans la tige ni dans les feuilles

Protochlorophylle — Il est à penser a priori que la chlorophylle ne se forme pas en un seul temps et on s'est demandé aux dépens de quelles substances préexistant dans les cellules elle est capable de se constituer. Diverses recherches, en particulier celles de MONTEVERDE et LUBIMENKO, ont mis en évidence, dans les organes capables de verdissement à la lumière, une substance incolore, le *chlorophyllogène*, qui se comporte d'une manière très voisine de la chlorophylle en ce qui concerne le spectre d'absorption, si on cherche à l'isoler on obtient un produit dérivé, la *protochlorophylle*, qui est comme la chlorophylle colorée en vert d'une manière intense et présente une fluorescence rouge, elle se forme à partir du chlorophyllogène sans que la lumière ait besoin d'intervenir. On n'a pas pu opérer la transformation de la protochlorophylle en chlorophylle, mais il est à remarquer que cette substance existe normalement en grande quantité dans certains organes végétaux, par exemple dans le tégument des graines de Cucurbitacées et particulièrement de *Luffa*.

Sous l'influence de la lumière, le chlorophyllogène se transforme en chlorophylle dans les cellules vivantes, mais ce processus peut aussi s'observer dans des tissus morts, à condition que les cellules aient été tuées de telle sorte que le chromogène ne soit pas lui-même détruit (LIRO), et, pour qu'une telle transformation s'opère, nous retrouvons la nécessité de certaines conditions, présence d'oxygène, de sucre, température favorable.

4 Destruction de la chlorophylle

Les divers agents qui interviennent dans la formation de la chlorophylle peuvent au contraire détruire ce pigment, c'est en particulier le cas de la lumière

Prenons une solution éthérée de chlorophylle additionnée de collodion, étendons-la sur une plaque de verre et exposons une partie de celle-ci à la lumière, l'autre partie restant à l'obscurité, on observe assez rapidement un affaiblissement de la teinte verte dans la région qui reçoit les rayons lumineux et la décoloration devient totale si l'expérience dure assez longtemps

Répétons la même expérience en cherchant à faire la part qui revient aux diverses radiations dans le phénomène, il suffit pour cela de faire tomber sur la plaque de verre précédente un spectre solaire, on constate qu'au bout d'un temps suffisant certaines régions sont décolorées et il est facile de se rendre compte de l'identité des radiations agissantes avec celles que nous avons vues être absorbées par la chlorophylle. On arrive encore à la même conclusion en exposant une plaque semblable à la lumière solaire directe, mais en recouvrant une partie de la surface par une feuille verte vivante, les parties protégées par la feuille gardent seules leur teinte primitive, parce qu'elles n'ont subi que l'action des radiations non absorbées par la chlorophylle de la feuille

Dans un travail récent WURMSER (1920) a cherché à préciser d'une manière numérique la relation qui

existe entre l'absorption des diverses radiations lumineuses par la chlorophylle et leur action destructive sur ce pigment. L'étude générale des réactions photochimiques a conduit à admettre pour la vitesse ν d'une transformation d'ordre n de cette nature la valeur

$$\nu = \frac{\sigma}{K} c^n P_a$$

P_a étant l'énergie absorbée, K la constante d'absorption, c la concentration de la substance photosensible et σ la susceptibilité photochimique de la réaction.

Pour déterminer σ dans chaque région du spectre, il suffit donc de déterminer la vitesse de destruction de la chlorophylle par un examen spectrophotométrique, l'énergie absorbée à l'aide d'une pile thermoelectrique et la constante K d'absorption pour chaque région spectrale étudiée, les résultats obtenus par WURMSER pour la lumière rouge ($\lambda > 560$), la lumière verte ($\lambda = 580 - 460$) et la lumière violette ($\lambda < 490$) sont les suivants (ils se rapportent à des concentrations identiques du pigment)

	Rouge	Vert	Violet
P_a	50	2	29
ν	45	1,25	30
K	0,46	0,09	1,31
σ	0,41	0,05	1,34

On voit donc que la susceptibilité photochimique varie, quel qu'il soit λ , d'une manière très sensiblement proportionnelle à K .

Lorsqu'on considère une feuille normale exposée à la lumière on ne fait donc que constater la résultante de deux phénomènes antagonistes, production et destruction de la chlorophylle, et cette nouvelle notion nous permet de comprendre les résultats que nous a fournis l'expérience que nous avons décrite plus haut, relative à la formation comparée du pigment vert chez des végétaux étiolés et exposés aux radiations les moins réfrangibles ou les plus réfrangibles. A une lumière faible le verdissement est plus considérable sous la cloche à bichromate de potassium parce que c'est dans la lumière correspondante que l'action formatrice de la chlorophylle est la plus intense et elle se trouve l'emporter sur l'action destructrice, à une lumière forte il se détruit au contraire plus de chlorophylle sous la cloche à bichromate de potassium que sous la cloche à oxyde de cuivre ammoniacal, et le verdissement se trouve être le plus apparent dans cette dernière, bien qu'il y ait en réalité moins de chlorophylle produite que dans la première.

La quantité de chlorophylle qui existe dans une cellule se trouvant être ainsi la résultante de deux phénomènes inverses, il peut arriver que cette quantité diminue lorsque les effets destructeurs l'emportent sur les actions présidant à la formation du pigment, c'est de la sorte qu'on doit s'expliquer la disparition de la chlorophylle à l'automne dans les feuilles vertes, le pigment est alors détruit par la lumière alors que la température ne permet pas une formation compensant les pertes, on peut facilement observer à cette phase du développement des

plantes que les rameaux exposés au soleil ont une teinte jaune, alors que ceux qui sont à l'ombre gardent plus longtemps leur teinte verte (BATALIN).

Les produits qui résultent de la destruction de la chlorophylle dans la feuille ne restent d'ailleurs pas sur place et émigrent vers la tige, c'est ainsi qu'ils s'expliquent pour STAHL les résultats qu'il a obtenus en sectionnant transversalement une partie d'une feuille à l'automne, la région de la feuille située au-delà de la section garde sa teinte verte alors que toutes les autres parties sont devenues jaunes, la rupture de continuité qui est intervenue empêche les produits de transformation de la chlorophylle de quitter la zone qui est située au-delà mais d'autres actions peuvent intervenir et parmi elles on peut penser que les sucres, dont l'émigration est empêchée dans la partie distale par le traumatisme pratiqué, permettent une formation plus considérable de la chlorophylle dans la région envisagée que dans les autres où s'effectue au contraire un important départ des substances organiques.

Avant de passer à l'étude des conditions qui président à l'assimilation du gaz carbonique il n'est pas inutile de démontrer que c'est bien aux chlorophylles contenues dans les chloroleucites qu'est dû le phénomène en question. On peut tout d'abord se rendre compte que les chloroleucites sont le siège du dégagement d'oxygène qui est caractéristique de la fonction d'assimilation, la méthode des bactéries d'ENGELMANN permet d'en donner une démonstration. Il suffit de répéter les expériences que nous

avons rapportées antérieurement avec le *Bacterium termo* en s'adressant à des cellules vertes, telles que celles d'Algues vertes unicellulaires ou filamenteuses, chez lesquelles les chloroleucites offrent une disposition pariétale, on constate que les bactéries se groupent, au début de l'exposition à la lumière, contre les éléments chlorophylliens en des plages correspondant exactement à l'emplacement des chloroleucites

D'autre part, si on opère avec des cellules étiolees, ne présentant comme pigments que des xanthophylles et des carotines, on ne peut observer aucun dégagement d'oxygène à la lumière, le phénomène, dont nous avons maintenant à étudier la dépendance vis à vis des diverses conditions, mérite donc bien le qualificatif de chlorophyllien que nous lui avons donné

C — FACTEURS EXTÉRIEURS INTERVENANT DANS L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE

1 Action de la lumière

Nous avons déjà vu que la lumière est un des facteurs essentiels de la fonction chlorophyllienne, mais il nous faut préciser comment elle intervient, par son intensité d'une part, par la nature de ses diverses radiations élémentaires d'autre part.

a Variations de l'assimilation chlorophyllienne avec l'éclairement

On a déterminé l'influence de l'éclairement sur la decomposition du gaz carbonique par la methode des bulles gazeuses se detachant de plantes aquatiques ou par l'analyse d'une atmosphère confinee où se trouvent les organes verts en expérience

C'est de la premiere manière que REINKE a évalué l'intensité du phénomène chlorophyllien produit par un rameau d'*Elodea canadensis* plongé dans l'eau et éclairé par la lumière solaire, on faisait varier l'éclairement en éloignant plus ou moins la plante d'une lentille convergente fixée dans le volet d'une chambre noire, il était ainsi possible d'apprécier les éclaircissements variant de 1 (éclairage correspondant à la lumière solaire normale) à 8 et de 1 à $\frac{1}{16}$, le nombre de bulles degagees dans le même temps est le suivant pour chaque éclaircissement

Éclaircissement	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$	1	2	4	8
Nombre de bulles	4	10	21	39	40	30	30

Pour les faibles éclaircissements il y a sensiblement proportionnalité, à partir de l'éclaircissement 1 le nombre des bulles reste d'abord constant, puis diminue pour des éclaircissements plus considérables, nous aurons bientôt l'explication du plateau présenté par la courbe, quant à l'action des éclaircissements intenses elle peut s'expliquer par une destruction partielle de la chlorophylle

La seconde méthode a donné des résultats en tout comparables pour des plantes dont les échanges gazeux ont lieu dans de l'air chargé de gaz carbonique (TIMIRIAZEFF), si nous prenons comme unité l'éclairement correspondant à la lumière solaire directe, les quantités de gaz carbonique décomposé dans un temps donné, faibles pour l'éclairement le plus faible ($\frac{1}{36}$), augmentent régulièrement jusqu'à un éclairement représenté par 0,6, à partir de cette dernière valeur le volume du gaz carbonique décomposé reste constant jusqu'à l'éclairement 1. Nous retrouvons donc le même plateau que précédemment pour la courbe d'assimilation.

Dans les recherches auxquelles il vient d'être fait allusion, on a évalué un phénomène chlorophyllien se traduisant par un enrichissement effectif de l'atmosphère en oxygène, c'est à dire dont les échanges gazeux masquaient ceux qui sont relatifs à la respiration, il y a lieu de se demander quel est l'éclairement minimum qui correspond à un début de décomposition du gaz carbonique, simplement suffisant pour diminuer les échanges gazeux respiratoires.

Pour y arriver, LUBIMENKO a éclairé des plantes à l'aide d'une lumière pénétrant, par un verre dépoli formant fenêtre, dans une caisse à parois opaques; ce verre recevait la lumière d'un bec Auer placé dans la caisse, les quantités de lumière qui parvenaient à la plante étaient rendues variables par les changements de surface qu'on pouvait faire subir à la plaque de verre dépoli à l'aide d'un diaphragme

de forme carree Pour chaque éclaircissement on mesurait les échanges gazeux effectués par une feuille placée dans une éprouvette qui contenait de l'air chargé de gaz carbonique, une feuille semblable à la précédente, mais maintenue à l'obscurité, renseignait sur la valeur des échanges gazeux respiratoires, on trouve ainsi pour différentes surfaces du diaphragme, les intensités suivantes d'assimilation exprimées en centimètres cubes de gaz carbonique décomposé par heure et gramme de substance fraîche

Surface du diaphragme (cm ²)	ASSIMILATION	
	Hêtre	Mélèze
100	0,115	0,159
81	»	0
49	0,093	0
25	0,089	0
9	0,066	0
4	0,031	0
2	0	0

On voit donc que les feuilles de Hêtre décomposent encore une quantité appréciable de gaz carbonique pour un éclaircissement très faible, d'autres plantes au contraire, telle que le Mélèze, vivant dans les conditions normales à une lumière relativement vive, cessent d'assimiler pour des éclaircissements environ 20 fois plus considérables que ceux qui permettent encore aux plantes d'ombre d'utiliser le gaz carbonique.

Dans les expériences précédentes les éclaircissements sont rapportés à une unité qui n'est pas déterminée d'une façon précise et qu'on ne peut réaliser à nou-

veau avec certitude, on a proposé, pour définir les éclaircissements auxquels se trouvent soumis les végétaux dans les diverses conditions naturelles, une méthode consistant à déterminer l'intensité chimique de la lumière solaire reçue par les plantes, on peut admettre que cette mesure renseigne d'une manière fort approchée sur les variations de la lumière totale

On évalue tout d'abord le temps au bout duquel se trouve réalisée, sur un papier photographique donné, une teinte qu'on prendra comme étalon et qu'on appelle la *teinte normale*; deux éclaircissements E et E' , réalisant cette teinte au bout des temps t et t' , sont inversement proportionnels à ces temps. Le papier employé est imbibé pendant quelques minutes d'une solution à 3 % de chlorure de sodium, séché à l'air et plonge pendant deux minutes dans une solution d'azotate d'argent à 12 %, puis séché à l'obscurité. Quant à la teinte normale, c'est celle qui est produite par un mélange intime de 1 000 parties en poids d'oxyde de zinc pur et d'une partie de noir de fumée, incorpore dans une solution de gélatine qu'on étend et laisse sécher sur un carton blanc

WIESNER a proposé de prendre pour unité d'éclaircissement celui qui produit la teinte normale en une seconde, c'est à très peu près l'éclaircissement réalisé à Vienne à midi dans les premiers jours de mai

Lorsqu'il s'agit simplement de comparer deux éclaircissements il est évidemment inutile d'avoir recours à la teinte normale, il suffit de déterminer le

temps que les deux lumières mettent à produire une teinte identique sur le même papier photographique

b Radiations intervenant dans le phénomène chlorophyllien

Les premières expériences relatives à la question de savoir si toutes les radiations, dont l'ensemble constitue la lumière solaire, agissent de la même manière dans la décomposition du gaz carbonique ou si, au contraire, le phénomène chlorophyllien est l'œuvre de radiations particulières ont été effectuées à l'aide de la méthode des écrans colorés, déjà par son emploi SENEBIER avait été conduit à admettre que l'action des rayons violets est prépondérante et cela cadrait avec le fait qu'il s'agissait de radiations ayant une activité chimique reconnue

On sait en effet que les diverses radiations, caractérisées par des longueurs d'onde différentes, se comportent de manière assez variée vis à vis d'un phénomène déterminé, on peut évaluer par exemple soit la chaleur qu'elles sont capables de céder à un corps, soit l'énergie avec laquelle elles décomposent le nitrate d'argent, soit encore l'impression lumineuse qu'elles déterminent sur notre œil. Si on trace un spectre solaire donné par un prisme et qu'on porte en ordonnées les intensités de ces trois phénomènes, on constate que la courbe correspondant aux manifestations calorifiques s'étend sur toute la longueur du spectre, mais présente les valeurs les plus considérables et un maximum très net dans l'infrarouge, LANGLEY a d'autre part fixé ce maximum

pour un spectre normal de diffraction entre les raies B et C et on a reconnu plus récemment que son emplacement n'est d'ailleurs pas constant au cours d'une journée et qu'il peut se déplacer du rouge au jaune verdâtre. Les seules radiations visibles s'étagent entre les raies A et H, avec un maximum très appréciable pour les rayons jaunes, il s'agit ici d'un phénomène entièrement subjectif. Enfin le nitrate d'argent n'est décomposé que par les radiations comprises entre la raie D et l'extrême limite de l'ultra-violet, avec un maximum situé dans le violet.

Donc SÉNEBIER avait été conduit à penser que le phénomène chimique de l'assimilation est surtout produit par les radiations qui agissent dans la réduction des sels d'argent. A ces conclusions vinrent s'opposer celles de toute une série de physiologistes plus récents, les expériences de DAUBENY (1836), de DRAPER (1846) amenèrent à regarder les rayons jaunes comme les plus efficaces, SACHS (1864), puis PFEFFER arrivèrent à la même conclusion. Tous ces auteurs ont opéré comme SÉNEBIER avec la méthode des écrans colorés; rappelons simplement à ce sujet les expériences de SACHS qui plaçait des organes identiques sous des cloches à double paroi contenant, l'une une solution de bichromate de potassium, l'autre une solution d'oxyde de cuivre ammoniacal, on constatait que sous la première il était décomposé presque autant de gaz carbonique qu'à la lumière totale; sous la seconde cloche la décomposition était au contraire insignifiante. C'est par la méthode de numération des bulles qu'était évaluée

l'intensité de l'assimilation et nous avons déjà l'observer que cette méthode prête à diverses techniques.

De son côté, PFEFFER localise le maximum d'assimilation dans le jaune, entre les raies C et D, et se constitue à sa suite une école allemande (REINK, KOHL) qui admet qu'il n'existe aucun rapport direct entre la nature des radiations absorbées par la chlorophylle et l'intensité de l'assimilation, plus qu'entre la force vive présentée par les divers rayons et leur efficacité dans le phénomène considéré.

REINKE éclairait des tiges d'*Elodea canadensis*

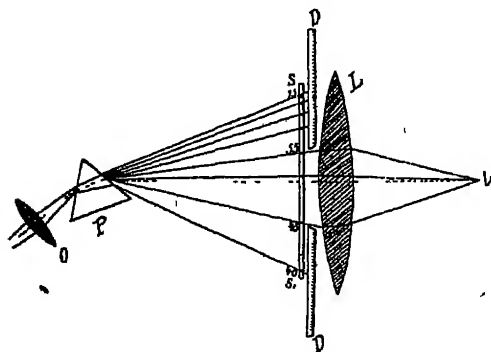


Fig 33. — Spectrophore servant à réunir en un faisceau convergent, à l'aide d'une lentille L , un groupe déterminé de radiations d'un spectre fourni par le prisme P (REINKE)

avec certaines régions du spectre solaire dont réunissait un groupe déterminé de radiations en un faisceau convergent (*spectrophore*) (fig 33). L'auteur arrive bien à conclure que la décomposition

tion maxima du gaz carbonique a lieu entre les raies B et C, dans la partie rouge du spectre, c'est à dire qu'elle coïncide exactement avec le premier maximum d'absorption dans le spectre de la chlorophylle (fig 34), mais il montre qu'on n'observe

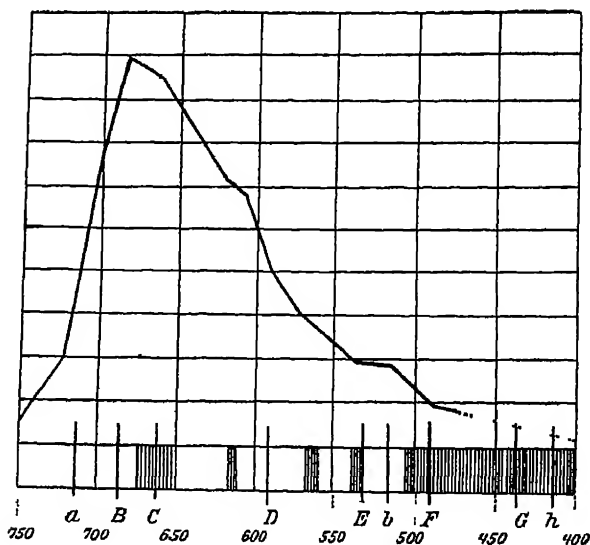


Fig 34 — Courbe de l'assimilation chlorophyllienne en fonction des longueurs d'onde des diverses radiations (REINKE)

rien de semblable dans la partie la plus réfrangible du spectre. On a fait observer que l'appareil dont s'est servi REINKE est constitué par un très grand nombre de verres que doit traverser la lumière solaire avant d'arriver à la plante et qu'il a dû

résulter de ce fait une atténuation considérable des rayons les plus réfringibles

KOHL reprend la méthode de REINKE, toujours appliquée à l'*Elodea*, en apportant des perfectionnements à la méthode de la numération des bulles c'est ainsi qu'il ne se contente pas d'en évaluer le nombre, mais qu'il procède en outre à la mesure de leur volume au microscope. Les expériences lui donnèrent, comme moyenne de 24 mesures, les chiffres suivants pour diverses lumières

Lumières	Nombres de bulles
Blanche	74
Rouge (-620 $\mu\mu$)	32
Jaune (590-570)	9
Verte (565-510)	14
Bleue (490-430)	18
Violet (430-395)	17

Nous observons donc encore un maximum de dégagement d'oxygène dans la lumière rouge c'est ensuite dans le bleu et le violet que le phénomène est le plus intense, mais nous constatons encore d'autre part une assimilation très notable dans le vert, alors qu'à cette région ne correspond aucune absorption par la chlorophylle

Il est cependant assez difficile à priori de ne pas admettre que seuls les rayons absorbés par la chlorophylle sont capables de provoquer une transformation chimique et d'autre part le travail effectué doit être fonction de la force vive perdue lors de cette absorption. BECQUEREL est le premier à avoir entrevu la possibilité de l'existence d'une relation entre le dégagement d'oxygène et l'absorption de

la lumière par une solution de chlorophylle, les travaux de TIMIRIAZEFF, RICHTER, KNIEP et MINDER conduisent nettement à cette manière de concevoir l'intervention de la lumière dans le phénomène chlorophyllien

TIMIRIAZEFF revient à la méthode consistant à mesurer l'assimilation du gaz carbonique par des feuilles placées dans les différentes régions d'un spectre solaire. Des feuilles étroites de Bambou sont introduites dans de petites éprouvettes contenant de l'air chargé d'environ 5 % de gaz carbonique et placées dans les différentes régions d'un

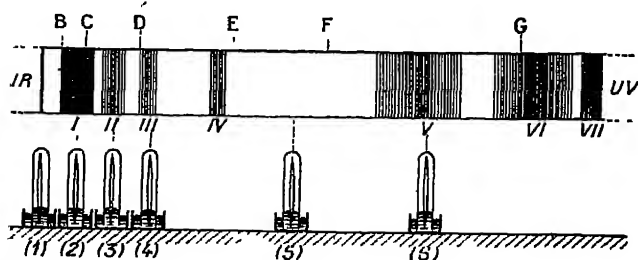


Fig 35 — Dispositif employé par TIMIRIAZEFF pour mesurer l'intensité de l'assimilation chlorophyllienne dans les diverses régions du spectre solaire

spectre fourni par un prisme. Sous l'éprouvette (1) [fig 35] placée entre les raies B et C de FRAUNHOFER on n'observe que le phénomène respiratoire (dégagement de gaz carbonique), l'atmosphère de l'éprouvette (2) située entre les bandes B et C du rouge s'enrichit au contraire en oxygène; c'est le même phénomène qu'on observe, quoique à un degré

moindre, dans une éprouvette (3) située dans l'orangé, il y a encore moins de gaz carbonique absorbé dans l'éprouvette (4) placée dans le jaune et la décomposition est très faible à l'intérieur de celle qui est placée dans le vert (5) [fig 36], c'est

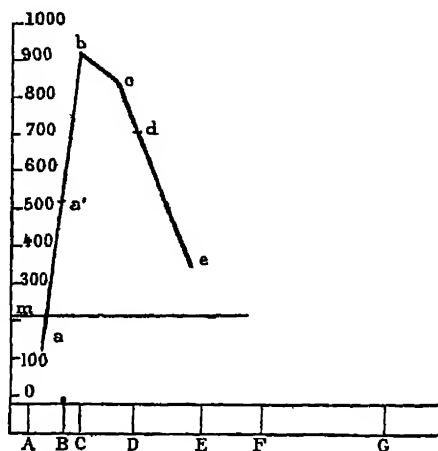


Fig 36 — Décomposition du gaz carbonique dans les différentes régions de la moitié la moins réfrangible du spectre (d'après TIMIRIAZEFF)

donc dans la région qui correspond aux bandes d'absorption I et II de la chlorophylle que la décomposition se montre le plus active

Quant aux éprouvettes situées dans la moitié la plus réfrangible du spectre elles ne mettent pas en évidence le phénomène chlorophyllien et cependant on est en présence de radiations efficaces, car si on place des éprouvettes semblables dans la

lumière obtenue en recomposant la lumière jaune résultant de la moitié la moins réfrangible du spectre et dans la lumière bleue qui correspond à l'ensemble des radiations de la moitié la plus réfrangible du spectre, on constate des intensités d'assimilation qui se trouvent être à peu près dans le rapport de 1 à 0,54

Il ressort de cette expérience que les radiations qui se montrent le plus efficaces dans la décomposition du gaz carbonique sont précisément celles qui sont absorbées par la chlorophylle, la chose est surtout très nette pour les radiations de la région comprise entre les raies B et C, et cela doit vraisemblablement tenir à ce que ce sont celles qui correspondent à la bande la plus large et la plus compacte du spectre d'absorption de la chlorophylle. Si les éprouvettes placées dans la partie du spectre s'étendant du bleu au violet ne mettent pas isolement en évidence d'assimilation notable, cela doit tenir à ce que les bandes d'absorption sont dans cette région très fines et séparées les unes des autres, il y a lieu d'autre part de tenir compte du fait que l'intensité respiratoire est plus grande dans cette région du spectre que dans l'autre, que la dispersion des radiations par le prisme varie beaucoup plus rapidement que les longueurs d'onde, et enfin que l'absorption par le verre du prisme est plus considérable pour les radiations les plus réfrangibles que pour les autres. Nous verrons comment ENGELMANN a tenu compte de ces deux derniers inconvénients en substituant au spectre fourni par un prisme un spectre de réseau.

Plus tard, TIMIRIAZEFF (1893) a essayé d'établir une corrélation entre l'assimilation du gaz carbonique et la distribution d'énergie dans les diverses parties du spectre, il se servit du spectrophore de REINKER et obtint 100 pour les radiations moyennes de la partie rouge et 14 pour le bleu, nombres qui sont proportionnels à la distribution d'énergie dans le spectre, à condition de regarder la bande F — H comme trois fois plus étendue que la bande B — C, et d'admettre que l'intensité est égale et uniforme dans chacune de ces bandes

Cette tentative d'établissement de la loi photo-chimique suivant laquelle l'action chimique des diverses radiations dépend de leur énergie a été reprise par RICHTER, puis par KNIEP et MINDER.

RICHTER revient dans ses recherches à l'emploi des écrans colorés, mais en prenant une précaution qu'avaient négligée tous ceux qui avaient utilisé cette manière d'obtenir des lumières partielles, tout ce qu'on avait établi à l'égard de ces écrans consistait dans la détermination de la nature des radiations que les solutions ou les verres colorés laissaient passer on se bornait à un examen spectroscopique, mais ce qu'on ignorait absolument dans toutes les recherches antérieures, c'est la manière dont l'intensité des radiations qui traversent un écran détermine peut se trouver affaiblie

Supposons par exemple que derrière une solution jaune (bichromate de potassium) on obtienne une assimilation cinq fois plus forte que derrière une solution bleue (oxyde de cuivre ammoniacal); que peut-on conclure de ce fait? Peut-on dire que les

rayons solaires jaunes ont une action quintuple de celle des rayons bleus sur la décomposition du gaz carbonique? Evidemment non, il faudrait, pour que cette conclusion fût exacte, qu'on eût l'assurance que les rayons jaunes et bleus subissent dans leur passage à travers les deux écrans la même diminution relative. Il est donc de toute nécessité d'établir pour chaque écran l'affaiblissement d'intensité des diverses radiations qu'ils laissent passer, c'est ce qu'a démontré RICHTER, à l'aide du spectrophotomètre pour les deux liquides dont il vient d'être question, et pour un troisième constitué par une solution de permanganate de potassium, qui laisse passer les deux parties terminales du spectre. L'absence de telles déterminations explique à elle seule les résultats divergents obtenus par les différents auteurs.

Après avoir traversé les divers écrans, les radiations arrivent à la feuille verte et peuvent, à nouveau, ou bien être absorbées totalement ou partiellement par la chlorophylle ou bien passer sans subir de modification quantitative, dans ce dernier cas, nous les considérerons avec RICHTER comme sans action sur le végétal, reste à connaître la valeur de l'absorption des diverses radiations par la chlorophylle et à constater s'il existe un rapport entre celle-ci et l'intensité de l'assimilation du gaz carbonique.

Pour évaluer l'absorption par le pigment chlorophyllien RICHTER a mesuré l'affaiblissement des différentes radiations produites par une solution de chlorophylle des feuilles de Bambou utilisées dans

ces expériences, il fallait que cette solution fût aussi comparable que possible à celle qui existe dans les organes dont on déterminait l'assimilation, l'auteur évaluait à cette fin le volume d'une feuille, en extrayait la chlorophylle par l'alcool et pouvait ainsi réaliser, pour une épaisseur déterminée de la couche interposée, une concentration dont le pouvoir absorbant vis à vis de la lumière, fût le même que celui de la feuille expérimentée.

Connaissant, par les travaux de LANGLEY, la distribution précise de l'énergie dans les diverses régions du spectre solaire (elle est représentée par la courbe supérieure de la figure 37), l'affaiblissement des diverses radiations traversant l'écran de chlorophylle et enfin la diminution d'intensité de ces radiations dans leur passage à travers chacun des trois écrans colorés, on peut calculer les valeurs relatives de la force vive retenue, au delà du milieu coloré, par la feuille soumise à l'expérience, ces valeurs se trouvent être les suivantes :

Ecrans	Eau	Bichromate de potassium	Oxyde de cuivre ammoniacal	Permanganate de potassium
	—	—	—	—
	1.000	491	177	233
ou		100	36	47,5

Il reste à les comparer aux intensités d'assimilation, établies par l'analyse endiométrique d'une atmosphère chargée de gaz carbonique, en tenant compte des échanges gazeux respiratoires, on obtient ainsi les nombres ci-dessous.

Écrans	Eau	Bichromate de potassium	Oxyde de cuivre ammoniacal	Permanganate de potassium
	—	—	—	—
	1 000	494	168	249
ou		100	34,4	48

La concordance entre les deux données est des plus frappantes et RICHTER est amené à conclure que le travail produit par un rayon dans une cellule verte est proportionnel à l'énergie absorbée par cette cellule et indépendant de la longueur d'onde du rayon

KNIEP et MINDER (1909) ont enfin substitué à la méthode indirecte de détermination de l'absorption lumineuse par les écrans colorés, une méthode directe, elle consiste dans l'emploi d'une pile thermo-électrique recevant les radiations dont on veut connaître l'énergie, cette pile est reliée à un galvanomètre très sensible et la face qui reçoit la lumière est recouverte de noir de fumée, on supprime les radiations calorifiques en faisant traverser à la lumière une cuve d'eau à faces parallèles, on détermine au préalable à l'aide d'une source lumineuse définie, placée à une distance connue de la pile thermo-électrique, le rapport existant entre la déviation du galvanomètre et le nombre de calories absorbées par la pile

Il est relativement facile, avec cet appareil, pour lequel on n'a à prendre que certaines précautions tenant à son extrême sensibilité, d'analyser les modifications que la lumière subit dans son passage à travers des écrans colorés, ceux qu'ont employés les auteurs consistent en des verres rouge et bleu

de 2 mm 5 d'épaisseur et en une solution verte constituée par un mélange de chromate de potassium et d'oxyde de cuivre ammoniacal disposé dans une cuve à faces parallèles, sous une épaisseur de 1 centimètre

On détermine tout d'abord le coefficient de transparence T_1 pour une lame de 1 millimètre d'épaisseur, c'est à dire le rapport de l'énergie qui passe à l'énergie incidente, ce coefficient pour un verre de 2 mm 5 d'épaisseur devient $T = T_1^{2.5}$ et les valeurs de T sont les suivantes pour les deux sortes de verre

Verre rouge	λ	644	578	546	509					
	T	0,846	0,00056	0,000057	0					
Verre bleu	λ	546	509	480	436	405	384	361	340	332
	T	0	0,0109	0,177	0,455	0,395	0,267	0,078	0,01	0

Le graphique de la figure 37 traduit ces résultats et permet de comparer l'énergie passant à travers les deux écrans à celle de la lumière solaire normale, donnée par la courbe de LANGLEY (courbe supérieure) On voit que l'énergie de la lumière rouge est beaucoup plus considérable que celle de la lumière bleue, mais subit une chute très rapide après avoir atteint son maximum

Reste à évaluer l'assimilation provoquée par les deux sortes de lumière; les auteurs se sont adressés à la méthode de numération des bulles gazeuses, en prenant certaines précautions, consistant en particulier à ne pas employer une eau sursaturée de gaz et à éviter des changements de température, on s'assurait que les tiges qui dégageaient des bulles

à la lumière cessaient immédiatement ce dégagement une fois transportées à l'obscurité.

Un même rameau d'*Elodea* a dégagé dans le même temps des nombres de bulles sensiblement égaux pour la lumière rouge et la lumière bleue ; quant à la lumière verte elle ne provoque aucun

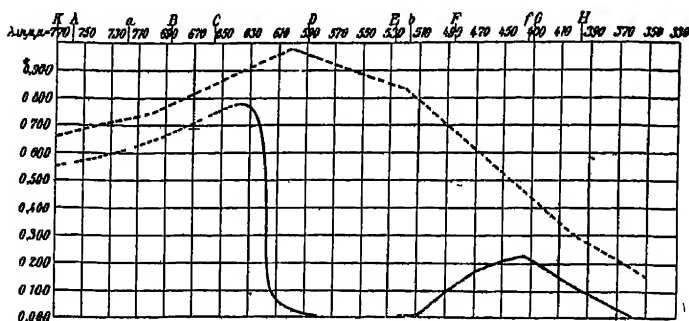


Fig 37. — La courbe supérieure représente l'énergie des différentes régions du spectre de la lumière solaire (courbe de LANGLEY), les courbes inférieures l'énergie de cette même lumière après son passage à travers un verre rouge (courbe de gauche) ou un verre bleu (courbe de droite) (KNIEP et MINDER)

dégagement gazeux, contrairement aux conclusions de KOHL. Nous arrivons donc par ces recherches à la confirmation des vues de TIMIRIAZEFF et de RICHTER, suivant lesquelles l'assimilation ne dépend que de l'énergie des radiations absorbées.

Si nous avons suivi l'ordre chronologique des travaux relatifs à la question qui nous occupe, nous aurions déjà dû envisager ceux d'ENGBELMANN (1882) ; nous les considérerons à part en raison du carac-

tère très particulier de la méthode employée. Le principe en a été signalé à propos de la mise en évidence du dégagement d'oxygène par les plantes vertes à l'aide de bactéries aérobies telles que *Bacterium termo*, qui manifestent, par leur mobilité et leur accumulation en certaines régions, la production d'oxygène et le lieu de cette production.

Pour étudier l'action des diverses radiations sur l'assimilation du gaz carbonique on place dans l'eau comprise entre une lame et une lamelle un filament d'Algue verte et des *Bacterium termo*; on empêche l'accès de l'oxygène de l'air en lutant les bords de la lamelle à l'aide de paraffine et on abandonne tout d'abord à l'obscurité, il se produit une absorption de l'oxygène dissous dans l'eau et les mouvements de la bactérie cessent bientôt. On éclaire alors la préparation à l'aide d'un microspectre fourni par un réseau se trouvant entre un miroir et la platine, microspectre qu'on peut observer en entier dans le champ du microscope. Les mouvements du *Bacterium termo* ne tardent pas à se produire à nouveau et les bactéries viennent s'accumuler contre le filament chlorophyllien, mais d'une manière très inégale, suivant les diverses régions du spectre, si le filament de l'Algue est perpendiculaire aux bandes du spectre, on peut apprécier, au bout d'un certain temps d'exposition à la lumière, le contour de deux zones occupées symétriquement par rapport à l'Algue par les bactéries et on conçoit que la largeur de ces zones donne une idée de l'intensité avec laquelle s'effectue le dégagement d'oxygène dans chaque région.

Or on constate (fig 38) que le maximum de largeur est situé dans la zone correspondant à la région B — C d'absorption de la chlorophylle, les bactéries sont de moins en moins nombreuses à partir de cette région jusqu'à l'emplacement de la

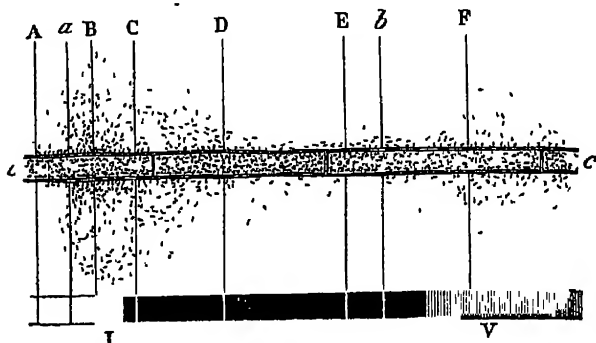


Fig 38 — Filament d'Algue verte éclairé par un microspectre et contre lequel viennent se grouper inégalement des *Bacterium termo* (ENGELMANN)

raie E (vert), pour laquelle on n'observe plus de *B. termo*, dans la région bleue on remarque un nouveau maximum et un troisième dans le violet, il y a donc bien dégagement d'oxygène dans la moitié la plus réfrangible du spectre, les surfaces occupées par les bactéries sont à peu près égales pour les deux moitiés du spectre

On peut aussi opérer en faisant agir successivement les diverses régions du spectre sur le filament d'Algue, il suffit alors de disposer ce dernier parallèlement aux bandes du spectre

Nous arrivons donc aux mêmes conclusions

qu'avec les expériences relatées plus haut et qui sont d'ailleurs postérieures aux recherches d'ENGELMANN, mais de nouvelles recherches n'étaient pas inutiles, car la méthode d'ENGELMANN a prêté diverses critiques, elle est capricieuse et d'un emploi assez délicat, et il n'est pas évident qu'elle puisse considérer les intensités d'assimilation comme proportionnelles aux surfaces occupées par les éléments bactériens. Du moins dans leurs grands traits les résultats qu'a fournis ce procédé biologique viennent confirmer les conclusions qui résultent des expériences de TIMIRIAZEFF, RICHIER, KNIEP et MINDER et que nous pouvons résumer d'un mot. *l'intensité de l'assimilation chlorophyllienne dépend de l'énergie des radiations lumineuses absorbées*.

Si cette conclusion est bien fondée, elle doit recevoir une confirmation très simple du fait que la lumière qui a traversé une solution de chlorophylle ne doit plus être capable de provoquer la décomposition du gaz carbonique par une feuille vivante, or c'est bien ainsi que les choses se passent, comme l'a montré TIMIRIAZEFF.

Il se produit quelque chose d'analogue pour la lumière qui a traversé une feuille vivante, cette lumière s'atténue et le fait est surtout appréciable pour les radiations retenues par la chlorophylle, mais la feuille ne peut être assimilée complètement à une solution de pigment, car celui-ci n'y est pas réparti d'une manière homogène, mais se trouve localisé dans les chloroleucites. Aussi, si on compare, comme l'a fait GRIFFON, l'assimilation d'un

organe végétal vert situé dans une éprouvette plate qui contient de l'air chargé de gaz carbonique, dont toutes les faces sauf une sont enduites d'un vernis noir opaque et dont la face libre est recouverte par une feuille verte, avec l'assimilation de ce même organe lorsque la face libre ne présente aucun écran, on constate qu'à la lumière solaire directe il y a toujours dégagement d'oxygène derrière la feuille verte, même lorsque celle-ci est épaisse (Lierre, Laurier Cerise), mais, suivant les espèces, l'intensité de l'assimilation est de 7 à 20 fois plus faible qu'à la lumière directe. Derrière deux feuilles superposées il existe encore ordinairement une faible assimilation, mais c'est la respiration qui donne alors son sens au phénomène résultant.

Il faut d'ailleurs, dans ces expériences, faire la part qui revient dans l'atténuation de la lumière, aux membranes cellulaires et au protoplasme; or des feuilles décolorées par l'alcool n'abaissent l'assimilation que dans un rapport variant de $\frac{2}{3}$ à $\frac{2}{5}$,

c'est donc bien surtout l'absorption par la chlorophylle qui intervient et on comprend l'intérêt que présente ce fait dans les conditions naturelles, dans les sous-bois la lumière qui arrive au niveau du sol est non seulement atténuée dans son intensité, mais surtout elle se trouve très appauvrie en radiations efficaces vis à vis de l'assimilation du gaz carbonique, la végétation chétive qu'on observe dans ces conditions s'explique ainsi facilement.

2 Action de la température sur l'assimilation chlorophyllienne

Si la lumière est le facteur déterminant du phénomène chlorophyllien il en existe d'autres qui influent sur l'intensité de l'assimilation du gaz carbonique, celle-ci est fonction de diverses conditions, les unes extérieures, les autres dépendant des caractères internes du végétal considéré.

La température a une influence marquée sur la fonction chlorophyllienne, comme nous l'avons reconnu une sur le verdissement. La température minima à laquelle peut s'effectuer la décomposition du gaz carbonique est très variable suivant les espèces végétales, de nombreuses expériences ont montré qu'elle peut être assez basse, pour des plantes tropicales, l'assimilation cesse vers $+5^{\circ}\text{C}$ mais pour des plantes de nos régions, elle peut encore se manifester à des températures très faibles. JUMELLE a montré qu'il est possible de la mettre en évidence à -35°C chez le *Picea excelsa*, de -30° à -40° chez le *Juniperus*, de -25° à -37° chez divers Lichens (*Cladonia rangiferina*, *Evernia prunastri*); à ces températures les échanges gazeux respiratoires ont par contre cessé.

Si on fait croître régulièrement la température à partir de son minimum, on constate que la quantité de gaz carbonique décomposé par unité de temps augmente progressivement jusqu'à une température optima, dont la valeur est fonction de la nature spécifique de la plante. Pour des températures plus élevées, l'assimilation diminue brusquement.

jusqu'à celle qui détermine la mort des cellules, la courbe donnée par M МАТИНÆΙ (fig 39, courbe I), obtenue en portant en abscisses les températures et en ordonnées les quantités de gaz carbonique

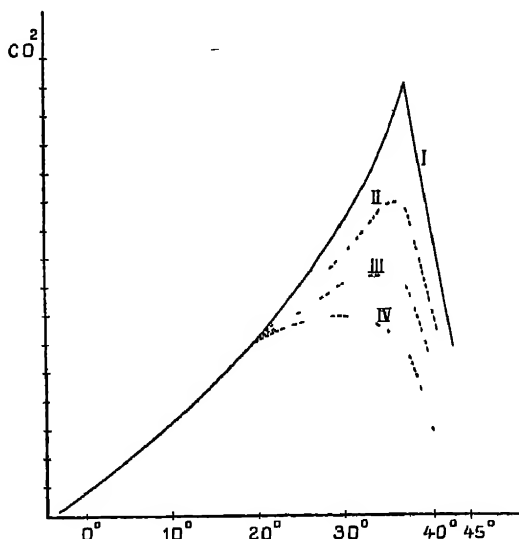


Fig 39 — Courbes représentant l'influence de la température sur l'assimilation chlorophyllienne

décomposé par unité de surface foliaire, montre bien l'allure du phénomène. Les feuilles en expérience étaient tout d'abord abandonnées pendant une heure et demie à la température dont on voulait déterminer l'action, puis soumises à une lumière artificielle constante pendant une heure. On voit que l'assimilation commençait à se manifester vers

— 5°, pour augmenter rapidement avec la température, atteindre un maximum vers 37°5, diminuer ensuite brusquement et cesser vers 45°. Nous ne trouvons en présence d'une courbe dont la forme est très générale pour toutes celles qui expriment l'action de la plupart des facteurs sur les diverses fonctions végétales, la température présente trois points cardinaux correspondant à une valeur minima, une valeur optima et une valeur maxima.

Mais la courbe qui vient d'être obtenue n'est valable que dans les conditions de l'expérience, c'est à dire lorsque la feuille est exposée aux différentes températures pendant le temps relativement court (1 heure) que dure l'exposition à la lumière. Si on maintient l'organe à une température supérieure à 23° pendant un temps plus long on constate que l'assimilation subit un abaissement progressif, si la durée d'exposition à la lumière est prolongée les courbes successives traduisant l'intensité d'assimilation deviennent successivement II, III, IV (fig 39), auxquelles correspondent des températures optima allant en décroissant, ce sera par exemple 31° qui sera cette température pour la courbe IV alors que c'était 37°5 pour la courbe initiale I.

La courbe donnant les intensités du phénomène chlorophyllien en fonction de la température n'a pas une allure simple, elle présente en particulier un point de rebroussement correspondant à la température optima, et on a été amené à en rechercher la signification exacte. KANITZ (1905) a fait remarquer que la première partie de la courbe, correspondant aux températures comprises entre — 5° et 37°5, es

tout à fait comparable à la courbe de VAN'T HOFF exprimant la relation qui existe entre l'intensité d'une réaction chimique et la température; dans le cas particulier qui nous occupe le coefficient de température se trouve égal à 2,06 pour 10°, mais la courbe de VAN'T HOFF ne présente pas d'optimum. Pour BLACKMANN il se superposerait à l'action de la température telle que nous venons de l'envisager un autre mode d'intervention, antagoniste du précédent, la température présenterait une action paralysante vis à vis des chloroplastes, action qui irait en croissant avec la température, la courbe que nous avons figurée correspondrait au phénomène résultant, dans la première partie c'est la courbe de VAN'T HOFF qui lui donnerait son allure, à partir de 37°5 c'est au contraire l'action paralysante qui prédominerait sur l'accélération du processus chimique. Nous ne savons d'ailleurs rien touchant la nature des troubles que produirait ainsi la température sur les leucites chlorophylliens.

3 Action du courant électrique sur l'assimilation chlorophyllienne

Nous nous contenterons de signaler à ce sujet les expériences de POLLACCI et celles de THOUVENIN, d'où il résulte que les courants électriques, employés à des intensités convenables, sont capables de déterminer une augmentation de l'assimilation chlorophyllienne. THOUVENIN a mesuré cette dernière par la méthode des bulles gazeuses, POLLACCI d'une manière indirecte, consistant à évaluer la quantité

d'amidon qui se forme dans les feuilles en expérience, cela explique vraisemblablement le fait que POLLACCI a pu conclure à une assimilation de gaz carbonique provoquée à l'obscurité par le courant électrique, il est à penser que, si l'amidon a augmenté dans ces conditions, cela doit tenir, non pas à ce qu'il s'en est formé aux dépens du gaz carbonique, mais à partir d'autres substances contenues dans les cellules

4 Influence de la pression du gaz carbonique

Dans les conditions normales la plante a toujours à sa disposition des quantités constantes de gaz carbonique, mais à une pression très faible, dans les expériences en atmosphère confinée on est obligé d'augmenter la proportion du gaz carbonique de manière à rendre l'assimilation facilement appréciable, des recherches préliminaires ont montré que la pression du gaz carbonique ainsi mélangé à l'air normal retentit sur l'assimilation.

Les recherches de DE SAUSSURE, BOUSSINGAULT, GODLEWSKI ont établi que, pour des doses de gaz carbonique variant entre 0 et environ 10 %, l'assimilation est sensiblement proportionnelle à ces doses, l'intensité d'assimilation atteint un maximum vers 10 % de gaz carbonique, puis elle diminue rapidement, devient très faible pour 50 % et nulle pour des proportions encore plus élevées, dans cette seconde partie de la courbe on se trouve encore très vraisemblablement en présence d'une action paralysante du gaz carbonique et d'autre

part la diminution correspondante d'oxygène peut intervenir pour une certaine part

5 Action de divers facteurs combinés sur l'assimilation chlorophyllienne

D'après ce qui précède, l'assimilation maxima du gaz carbonique sera réalisée pour un végétal vert lorsque l'intensité lumineuse, la température et la pression du gaz carbonique seront elles-mêmes optima, mais dans les conditions naturelles les plantes n'ont à chaque instant à leur disposition que du gaz carbonique à la pression de 2×10^{-4} atmosphères, cette quantité est insuffisante pour permettre à la plante d'exercer tout le pouvoir d'assimilation que les autres conditions lui permettraient d'acquérir, la plante se trouve comparable à une machine d'une certaine puissance qui serait incapable de manifester celle-ci par suite d'une insuffisance de combustible. Ceci nous permet de comprendre que la courbe d'assimilation en fonction de l'intensité lumineuse présente un palier à partir d'une certaine valeur de cette intensité, la courbe I (fig 40) qui correspond au cas où le gaz carbonique serait fourni en quantité suffisante et alors remplacée par la courbe II, qui a été obtenue par la méthode de numération des bulles dégagées par des plantes aquatiques, c'est à dire dans des conditions où la pression du gaz carbonique se trouve assez faible.

On obtiendrait un résultat tout à fait comparable si, mettant à la disposition de la plante une quan-

tité suffisante de gaz carbonique, on opérât à une température assez basse, là encore il ne servirait à rien d'augmenter l'intensité lumineuse au delà d'une certaine valeur, à laquelle correspondrait

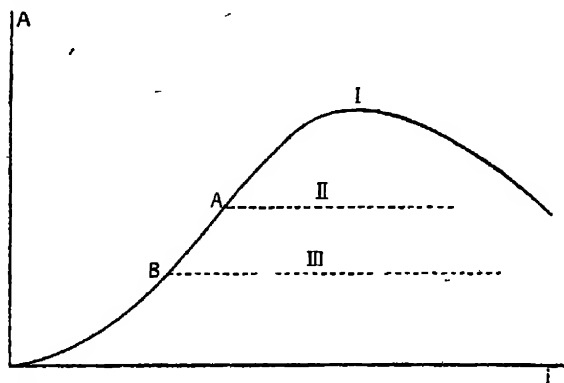


Fig 40 — Courbes représentant l'influence de l'intensité lumineuse sur l'assimilation chlorophyllienne
H, I, courbe correspondant à une température et une teneur en CO_2 suffisamment élevée, II, courbe correspondant à une température élevée, mais à une faible teneur en gaz carbonique, III, courbe correspondant à une teneur élevée en gaz carbonique, mais à une température basse

l'assimilation la plus considérable que peut permettre la température de l'expérience (courbe III)
Nous sommes en présence de *facteurs limitants* (BLACKMANN et MATTHÆI)

6 Action de la pression de l'air sur l'assimilation chlorophyllienne

On a d'autre part recherché quelle est l'influence de la pression de l'air sur l'intensité du phénomène

chlorophyllien, les résultats obtenus à cet égard par FRIEDEL pour les feuilles de *Ruscus aculeatus* sont traduits par la courbe de la figure 41 où on a porté en abscisses les pressions et en ordonnées les valeurs du rapport $\frac{B}{A}$ des intensités mesurées,

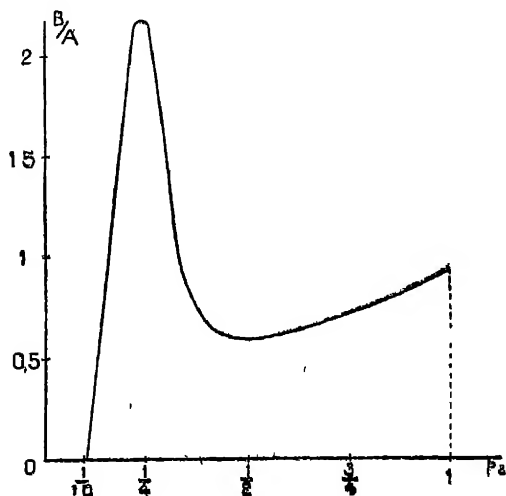


Fig 41. — Courbe représentant l'influence des faibles pressions sur l'assimilation chlorophyllienne des feuilles du *Ruscus aculeatus*

l'une A à la pression atmosphérique, l'autre B aux diverses pressions plus faibles que 1 atmosphère, dans les deux cas il s'agit d'air ayant la même composition centésimale et contenant 10 % de gaz carbonique, on voit qu'à partir de 1 atmosphère le rapport $\frac{B}{A}$ diminue tout d'abord, puis augmente

pour passer par un maximum correspondant à peu près à une pression de $\frac{1}{4}$ atmosphère, et diminuer enfin rapidement pour devenir très petit quand la pression atteint $\frac{1}{10}$ atmosphère

Cette courbe compliquée s'explique par la combinaison des résultats entraînés par l'existence de deux facteurs différents, la pression totale de l'atmosphère et la pression propre du gaz carbonique. Il est facile d'étudier l'influence de la première action d'une manière isolée, il suffit de mesurer l'intensité de l'assimilation à différentes pressions totales en ayant soin de laisser constante la pression du gaz carbonique, si à une atmosphère la proportion de gaz carbonique est $p\%$ on introduira dans l'air une dose de ce gaz représentée par $np\%$ lorsqu'on voudra amener cet air à présenter une pression totale de $\frac{1}{p}$ atmosphère, on obtient alors une courbe très simple, montrant que l'assimilation varie d'une manière inverse de la pression totale. C'est la combinaison de cette courbe avec celle qu'on obtient relativement à l'action de la pression propre du gaz carbonique qui donne celle de la figure 41

7 Action de la teneur en sels du milieu extérieur

La question se pose, surtout pour les plantes aquatiques, d'une relation possible entre la concentration du milieu en substances minérales

dissoutes et l'intensité de l'assimilation chlorophyllienne, d'une manière générale on observe un affaiblissement de cette dernière lorsque la concentration du milieu s'éloigne de celle qui est normalement réalisée. La chose est presque évidente a priori lorsqu'il s'agit de concentrations amenant la plasmolyse cellulaire, mais elle est également réalisée pour des solutions salines (nitrate de potassium, chlorure de sodium, chlorure de potassium) hypotoniques ou isotoniques du suc cellulaire, c'est ainsi que l'azotate de potassium agit jusqu'à la dilution de 1 p 1 000 sur le dégagement des bulles d'oxygène par l'*Elodea canadensis*.

Il intervient vraisemblablement ici des actions chimiques variées dont le mécanisme nous échappe, mais aussi, si l'action envisagée est durable, des modifications dans la structure des plantes, modifications qui retentissent sur l'intensité du phénomène chlorophyllien, c'est à cet ordre de faits que se rapporte l'intensité d'assimilation relativement faible présentée par les plantes terrestres dont les racines se développent à l'intérieur de sols riches en substances salines (*halophytes*), nous en trouverons bientôt l'explication.

8 Action des anesthésiques et des poisons

Nous nous sommes déjà servi de l'action inhibitrice qu'exercent les anesthésiques (éther, chloroforme, sulfure de carbone, acide acétique.) sur l'assimilation du gaz carbonique pour effectuer la

mesure de celle-ci en tenant compte des échanges gazeux respiratoires. Le fait, mis en évidence par CLAUDE BERNARD, a été vérifié par de nombreux auteurs, mais on n'a pu établir avec certitude le fait avancé par certains consistant en une stimulation de l'assimilation par des doses très faibles d'anesthésiques

Quant à l'action de nombreuses substances minérales et organiques connues par leur nature toxique vis à vis des végétaux, nous n'y insisterons pas, ces corps interviennent pour affaiblir la fonction chlorophyllienne comme toutes les autres et il est à penser qu'ils agissent ici indirectement, il n'y a aucune conclusion à tirer des faits observés dans cet ordre d'idées, sinon une conclusion pratique. Nous avons dit que, dans les expériences d'assimilation effectuées avec des feuilles placées dans une atmosphère confinée, il était recommandé d'introduire un peu d'eau au dessus du mercure, cette précaution est nécessitée par le fait que les vapeurs de mercure ont une action déprimante très nette sur l'assimilation du gaz carbonique

Pas plus que pour les anesthésiques on n'a pu établir avec certitude pour les poisons d'action stimulante correspondant à des doses minimales

9. Action lointaine des conditions extérieures

Dans tout ce qui précède nous avons envisagé l'action immédiate des facteurs extérieurs, tels que la lumière, la température. ; ceux-ci peuvent intervenir d'une autre manière, si nous considé-

rons par exemple la lumière, nous venons de constater que l'assimilation d'un organe chlorophyllien est sous la dépendance de l'intensité lumineuse à laquelle il est soumis pendant l'expérience, mais, pour une lumière déterminée agissant immédiatement, l'intensité de l'assimilation se trouve également être fonction des conditions d'éclairement qui ont présidé au développement de l'organe envisagé, la chose est trop évidente lorsqu'il s'agit d'une plante étiolée dont l'assimilation se trouve réduite à zéro, elle est également vraie pour des organes morphologiquement comparables d'une même espèce, mais qui ont effectué leur croissance dans des conditions variées d'éclairement; c'est ainsi que dans une feuille développée à l'ombre, la chlorophylle est moins abondante, le tissu palissadique moins différencié que dans une feuille qui a effectué sa croissance au soleil, la lumière agit alors sur l'assimilation chlorophyllienne par la structure qu'elle détermine et, à surface égale, nous constaterons que, pour des conditions identiques d'éclairement réalisées pendant l'expérience d'assimilation, une feuille développée au soleil dégagera plus d'oxygène pendant le même temps qu'une feuille de la même espèce développée à l'ombre

Nous sommes ainsi amené à considérer un nouveau groupe de facteurs, qu'on peut appeler facteurs internes et qui dépendent de la plante elle-même, ils sont d'une part caractéristiques de l'espèce végétale envisagée, mais dépendent quantitativement, comme nous venons de le dire, de l'ensemble des

facteurs extérieurs qui ont preside au développement de l'individu considéré.

D — FACTEURS INTERNES AGISSANT SUR L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE

Ils peuvent se grouper sous deux rubriques essentielles dispositions histologiques (transparence des tissus, stomates) et conditions chimiques (quantite de chlorophylle, acides organiques .)

1 Transparence des tissus

Il est bien évident que l'assimilation est favorisée par une pénétration relativement facile de la lumière dans les tissus chlorophylliens, à cet égard les tissus végétaux se montrent plus transparents qu'on ne serait tenté de le penser à priori, c'est ainsi qu'on observe de la chlorophylle dans des tissus profonds des tiges, alors même que celles-ci ont constitué dans leur zone extérieure une couche plus ou moins épaisse de liège, suivant la transparence des tissus il peut apparaître du pigment vert jusque dans la partie centrale des tiges, dans leur moëlle, dans la région pérимédullaire, dans les rayons médullaires ; lorsque le liège est suffisamment épais, il ne se forme plus de chlorophylle que dans le parenchyme immédiatement sous-jacent, et il ne s'en constitue naturellement plus quand la zone externe est tout a fait opaque

L'étude spectroscopique des tissus extérieurs des

tiges de différentes espèces végétales a montré à M^{lle} GOLDFUSS que le liège laisse en effet passer la lumière chaque fois qu'il se produit de la chlorophylle dans le parenchyme sous-jacent, mais cette lumière est modifiée dans sa nature, ce sont surtout les radiations rouges, orangées et jaunes qui traversent les cellules subérisées

La chlorophylle profonde des tiges est d'ailleurs capable de produire une assimilation notable, l'emportant le plus fréquemment d'une manière très nette sur la respiration, ce fait n'est pas négligeable pour les arbres à feuilles caduques, qui continuent à décomposer du gaz carbonique par la chlorophylle de leurs branches pendant la saison froide, d'autant que le phénomène chlorophyllien, nous l'avons vu, peut subsister à des températures très basses,

On a cherché d'autre part à expliquer par diverses dispositions histologiques le fait que certaines espèces végétales ont besoin de moins de lumière que les autres pour effectuer la décomposition du gaz carbonique. Les plantes adaptées à une lumière très faible présentent souvent de la chlorophylle dans leurs cellules épidermiques, alors que celles-ci sont incolores chez les plantes vivant à une lumière intense. De plus, on observe fréquemment qu'à l'ombre les cellules épidermiques ont une surface extérieure très convexe, permettant une concentration de la lumière sur les chloroleucites placés vers la face interne. LUBIMENKO a enfin fait remarquer que les grains de chlorophylle sont plus gros et plus riches en pigment dans les plantes d'ombre

que dans celles qui se développent en pleine lumière, ce fait expliquerait pourquoi les plantes d'ombre exigent une intensité lumineuse minima sensiblement plus faible que les autres végétaux.

Mais, parmi les nombreuses dispositions anatomiques qui interviennent dans l'intensité du phénomène chlorophyllien, la mieux étudiée est certainement celle qui se rapporte aux stomates.

2 Rôle des stomates dans l'assimilation chlorophyllienne

Aux échanges gazeux qui s'effectuent entre les cellules végétales et l'atmosphère, correspondent deux mécanismes différents. S'il s'agit d'une cellule isolée, c'est le phénomène de l'osmose qui préside à ces échanges gazeux, mais pour des organes complexes, tels qu'une feuille, les échanges osmotiques se produisent entre les diverses cellules et l'atmosphère interne contenue dans les espaces intercellulaires (méats et lacunes), et il s'établit secondairement des échanges entre cette atmosphère interne et l'air extérieur, soit encore par osmose, soit surtout d'une manière directe, par l'intermédiaire de petits pores présentés par l'épiderme et qui se trouvent ménagés entre les cellules stomatiques.

Suivant le développement plus ou moins considérable des stomates, les échanges avec l'air sont plus ou moins rapides et par suite l'arrivée du gaz carbonique au niveau des cellules chlorophylliennes plus ou moins abondante. Il est facile de montrer

l'intervention des stomates dans l'intensité de l'assimilation, prenons, avec MANGIN, deux feuilles de *Bupleurum fruticosum*, qui présentent des stomates uniquement repartis à la face inférieure, et enduisons la face supérieure de l'une et la face inférieure de l'autre d'une légère couche de gélatine glycerinée, celle-ci permettra encore les échanges gazeux s'effectuant par osmose, mais supprimera ceux qui ont lieu par simple filtration à travers les orifices stomatiques, si on vient à mesurer l'assimilation de ces deux feuilles, on constate que la première dégage $7\text{ cm}^3\text{ 3}$ d'oxygène alors que l'autre ne produit que $4\text{ cm}^3\text{ 9}$ de ce gaz ; avec les feuilles de Troëne les intensités d'assimilation sont, dans les mêmes conditions, dans le rapport de 3,2 à 1

STAHL a donné également une démonstration du rôle important joué par les stomates dans le phénomène chlorophyllien en enduisant une partie de la face inférieure d'une feuille, préalablement maintenue à l'obscurité, avec un mélange de cire et de beurre de cacao, lorsque la feuille était exposée à la lumière un temps suffisant, on pouvait constater qu'il s'était produit de l'amidon dans toute son étendue, sauf dans la région où les stomates avaient été obturés, or nous verrons que l'amidon résulte de la fonction chlorophyllienne et que sa présence dans les feuilles vertes peut servir à révéler l'existence et à apprécier l'intensité de l'assimilation du gaz carbonique

D'ailleurs BLACKMANN a étudié directement le rôle des stomates dans la fonction chlorophyllienne en évaluant les échanges gazeux qui se produisent au

niveau des deux faces d'une même feuille. L'auteur s'est servi à cet effet de petites chambres en verre

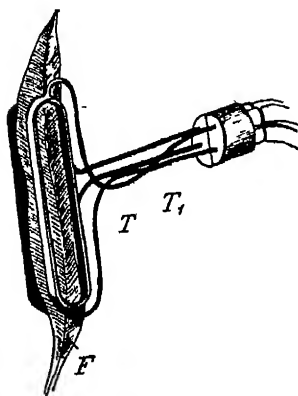


Fig. 42 — Chambres s'appliquant exactement sur les deux faces d'une feuille et servant à évaluer les échanges gazeux (BLACK-MANN)

(fig 42), formées par exemple par un court cylindre fermé à l'une de ses bases par une lame de verre, à la paroi latérale aboutissent deux tubes, T et T₁, en des points diamétralement opposés, ils permettent d'établir une circulation de l'air à l'intérieur de la chambre, la feuille F est prise entre deux de ces appareils qui se correspondent exactement et permettent de recueillir les gaz dégagés par chacune des faces foliaires. L'air circulant est chargé au début d'une quantité connue (environ 1 %) de gaz carbonique et on peut apprécier la quantité de ce gaz qui disparaît au niveau de la face inférieure et de la face supérieure. On obtient de la sorte les nombres relatifs qui suivent et qu'on peut comparer au rapport existant entre les nombres de stomates qu'on observe sur les deux faces de la feuille.

recueillir les gaz dégagés par chacune des faces foliaires. L'air circulant est chargé au début d'une quantité connue (environ 1 %) de gaz carbonique et on peut apprécier la quantité de ce gaz qui disparaît au niveau de la face inférieure et de la face supérieure. On obtient de la sorte les nombres relatifs qui suivent et qu'on peut comparer au rapport existant entre les nombres de stomates qu'on observe sur les deux faces de la feuille.

	GAZ CARBONIQUE ABSORBÉ		RAPPORT	
	Face supérieure	Face inférieure	d'assimilation	du nombre des stomates
Vigne Vierge	0	0,14	0	0
Capucine	0,07	0,10	0,7	0,5
<i>Alisma</i>	0,15	0,11	1,36	1,35

L'assimilation varie donc très sensiblement dans le même rapport que le nombre des stomates. Or, on sait que les feuilles développées à la lumière présentent plus de stomates que celles qui ont effectué leur croissance à l'ombre, c'est une nouvelle raison pour que les premières assimilent davantage. On conçoit d'autre part que la puissance d'assimilation puisse être limitée par la vitesse que permettent les stomates pour les échanges gazeux.

Cerôle important des stomates permet d'expliquer les variations que subit l'assimilation sous l'intervention de conditions variées. On a montré par exemple que les feuilles qui commencent à se faner assimilent très peu, or les orifices stomatiques se trouvent alors fermés, dans les cas exceptionnels où ils restent ouverts, d'autres causes intervenant, la décomposition du gaz carbonique reste normale malgré la faible teneur en eau de la plante, c'est en particulier ce qui se produit pour le *Rumex aquaticus*.

De même, si on vient à arroser des plantes avec une solution saline assez concentrée (de chlorure de sodium par exemple), on détermine un abaisse-

ment considérable de l'assimilation, or ici encore les stomates se ferment

Nous nous contentons, en ce qui concerne les phénomènes d'ouverture et de fermeture des stomates, de les signaler, nous réservant de revenir ailleurs sur le mécanisme de ces mouvements, comme nous reviendrons d'une manière plus précise sur la manière dont s'effectuent les échanges gazeux dans le corps des végétaux.

3 Relation entre la quantité de chlorophylle et l'intensité de l'assimilation

Parmi les conditions qui se rapportent à la composition chimique des cellules vertes, il en est une qui consiste dans la quantité de chlorophylle qui se trouve exister dans ces cellules et dont on peut prévoir l'influence sur l'intensité de l'assimilation. LUBIMENKO a étudié cette question en admettant que deux solutions alcooliques de chlorophylle contiennent la même quantité de pigment quand, sous une même épaisseur, elles donnent naissance à des bandes d'absorption de même largeur. Cela étant, considérons les feuilles de deux végétaux A et B, réalisons une solution de chlorophylle avec un gramme de feuilles fraîches de A, examinons-la au spectroscope et évaluons la largeur de la bande principale d'absorption lorsque l'épaisseur de la solution est de 5 millimètres par exemple, une solution de la feuille B, faite dans les mêmes conditions, avec un égal volume de solvant et examinée sous la même épaisseur que la précédente produira par exemple une bande moins large, elle est donc

moins riche en chlorophylle que la première, et on peut imaginer aisément comment on peut réaliser une absorption égale à celle de A en augmentant l'épaisseur de la solution interposée, il est bien évident que la largeur de la bande d'absorption étant ainsi rendue égale, les deux solutions se trouvent avoir des richesses en chlorophylle inversement proportionnelles aux épaisseurs sous lesquelles elles sont employées

On est ainsi en mesure de comparer la quantité de chlorophylle contenue dans différentes feuilles et leur pouvoir d'assimilation. S'il s'agit de feuilles d'une même plante, considérées à divers états de développement, on observe que l'assimilation croît dans le même sens que la teneur en chlorophylle, sans qu'il y ait d'ailleurs proportionnalité entre les deux faits, l'assimilation n'augmentant pas aussi rapidement que la quantité de chlorophylle.

Si on vient à comparer des feuilles d'espèces différentes il n'existe plus du tout de rapport entre les deux sortes de renseignements, c'est ainsi qu'une feuille de Hêtre contenant 100 de chlorophylle décompose 586 de gaz carbonique, alors qu'une feuille de Tilleul ne possédant que 82,4 de chlorophylle réduit 12,8 de gaz carbonique. Si la quantité de chlorophylle intervient, elle n'intervient pas seule et toute une série d'autres caractères physiologiques de la plante entrent en jeu, sans que nous soyons renseignés sur leur nature

ENGELMANN avait déjà constaté que le *Scenedesmus caudatus* qui présente une teinte verte très pâle assimile beaucoup plus que certaines Palmel-

lacées possédant une couleur verte très accentuée.

On a cherché d'une manière analogue à établir une relation entre le nombre des chloroleucites contenus dans un tissu vert et la faculté d'assimilation que celui-ci possède, alors que les intensités de décomposition du gaz carbonique sont représentées par 57, par 95 et par 100 pour les feuilles de Haricot, de Ricin et de Soleil, les feuilles contiennent respectivement par millimètre carré 283 000, 403 000 et 495 000 chloroleucites, ces derniers nombres sont dans le même rapport que 57,81 et 100, les deux séries de résultats varient donc dans le même sens et d'une manière sensiblement proportionnelle

4 Influence des acides organiques sur l'assimilation chlorophyllienne

Toute une série de conditions chimiques, réalisées dans les cellules chlorophylliennes, peuvent d'autre part avoir une influence sur le phénomène d'assimilation, sans intéresser directement la chlorophylle, c'est ce qui a lieu en particulier chez les plantes grasses où la valeur du quotient d'assimilation, tel que nous l'avons défini, c'est à dire établi par la mesure des échanges gazeux résultants et respiratoires, se trouve profondément altéré. Le rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$ que nous avons dit être très généralement voisin de l'unité, présente chez les végétaux en question des valeurs de l'ordre de celles qui suivent

<i>Sedum carneum</i>	1,43
<i>Crassula arborescens</i>	2,80
<i>Opuntia</i>	4,68

Ces nombres très anormaux tiennent à ce que les échanges gazeux qui s'effectuent à la lumière sont ici la résultante de deux phénomènes très distincts, l'assimilation chlorophyllienne et la décomposition des acides organiques (acide malique et autres) existant en grande quantité dans les catégories de plantes envisagées (Cactées, Crassulacées, Aloès, Euphorbes grasses .)

Nous verrons ailleurs, à propos de l'étude de la fonction respiratoire, que ces acides se constituent à l'obscurité par l'oxydation des sucres, et qu'il en résulte un abaissement notable pour le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O^2}$ pendant la nuit ; à la lumière au contraire ces acides se détruisent et donnent naissance à un rejet d'oxygène, c'est cet oxygène supplémentaire qui se trouve figurer dans l'évaluation du quotient d'assimilation

Ces faits permettent de comprendre l'existence d'un phénomène présenté dans certaines conditions par les plantes grasses, si la température est élevée et la lumière d'intensité moyenne, on peut observer un enrichissement simultané de l'atmosphère en gaz carbonique provenant d'une respiration intense et en oxygène provenant de la décomposition des acides ; cela arrive en particulier lorsque les cellules vertes sont peu abondantes et ne constituent qu'une très faible portion périphérique de l'organe charnu

5 Les pigments anthocyaniques et l'assimilation chlorophyllienne

Il existe fréquemment chez les plantes vertes des pigments différents de la xanthophylle et de la carotène, se rapportant à un groupe assez homogène au point de vue chimique et désignés sous le nom générique d'*Anthocyanes*, ils sont, en ce qui concerne leur formation, sous la dépendance de la lumière et on s'est demandé s'ils n'auraient pas un rôle direct ou indirect dans le phénomène d'assimilation

Ce sont des anthocyanes qui colorent certaines feuilles à l'automne, comme c'est le cas pour la Vigne Vierge, d'autres fois ces pigments apparaissent dans les feuilles jeunes, chez le Rosier par exemple, pour disparaître ensuite, les variétés dites *pourpres* doivent aussi la coloration particulière de leur feuillage à des pigments de cette nature (*Hêtre, Coleus, Betterave, Prunus Pissardi.*), les tubercules de Betteraves rouges, la zone périphérique des Radis rouges présentent également des substances de cette nature, il en est encore de même pour de nombreux fruits (Cerises, Raisin.) et enfin pour toutes les fleurs dont les pétales sont colorés en rouge, bleu ou violet, nous avons vu que les fruits et les fleurs présentant une teinte jaune ou orangée sont colorés par des pigments caroténoïdes. La matière colorante des fleurs rouges avait tout d'abord reçu le nom d'*érythrophylle*, mais ce terme doit se confondre actuellement avec celui d'anthocyane, il s'agit toujours d'un même

groupe de substances dissoutes dans le suc cellulaire, mais qui présentent une teinte rouge lorsque ce suc est acide, violette s'il est neutre, bleue s'il est alcalin

On extrait assez aisément ces pigments par l'alcool et l'acide acétique, ils se précipitent par l'acetate de plomb et peuvent être régénérés à partir de la combinaison plombique, ils cristallisent facilement, il suffit de placer entre lame et lamelle un petale de *Peltandra zonale*, de le mettre en contact avec une solution à 10 % d'acide acétique et de laisser le liquide s'évaporer lentement, la préparation étant placée sous cloche, pour obtenir des cristaux d'un beau rouge carmin, ayant la forme d'aiguilles souvent groupées en spherites, en présence d'ammoniaque ou de potasse très étendue ces cristaux se dissolvent en se colorant en bleu violacé, si les alcalis sont utilisés à une concentration assez élevée ils donnent naissance à une teinte verte

D'ailleurs dans certains cas on observe de l'anthocyane à l'état solide dans les cellules végétales, sans qu'il soit nécessaire de faire subir à celles-ci aucun traitement, il s'agit vraisemblablement d'une précipitation du pigment résultant d'une trop grande concentration, on observe alors des corps amorphes ou même des cristaux (fig 43) (Chou rouge, *Begonia manicata*, *Didanthus caryophyllus*) - Nous verrons plus loin quelle est la nature chimique des pigments anthocyaniques et ce qu'on sait de leur mode de formation, mais la question qui nous interesse plus particulièrement à cette

place est de savoir si les pigments que nous avons en vue ont un rôle dans le phénomène chlorophyllien

Les anthocyanes absorbent les rayons jaunes et une partie du vert, si bien que leur spectre d'ab-

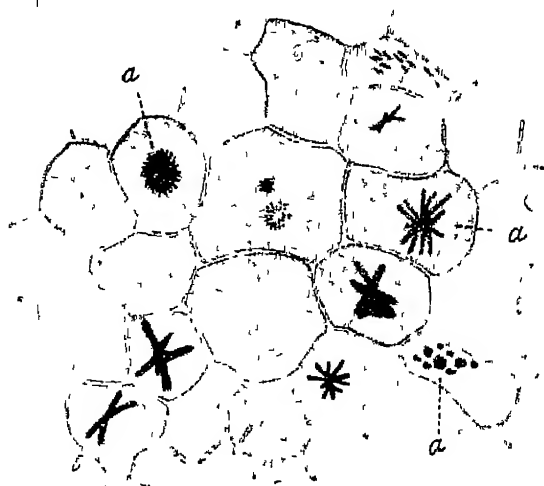


Fig 43 — Cristaux d'anthocyane a l'intérieur de cellules parenchymateuses sous-épidermiques du Chou rouge

sorption est grossièrement complémentaire de celui de la chlorophylle, leur présence ne doit donc pas à priori avoir d'influence sur l'assimilation chlorophyllienne. D'autre part elles n'interviennent pas directement dans la décomposition du gaz carbonique, il suffit pour établir ce point, de s'adresser à des organes dans lesquels le pigment

rouge ne coexiste pas avec la chlorophylle, comme c'est le cas ordinaire pour les pétales ou les tubercules, on n'observe aucune décomposition du gaz carbonique à la lumière.

Quant aux feuilles présentant à la fois les deux pigments, elles peuvent se comporter de deux manières différentes en ce qui concerne l'assimilation comparée à celle que présentent les feuilles de la même espèce dépourvues d'anthocyane. Si on opère par exemple avec les deux sortes de feuilles de Hêtre (variété verte et variété pourpre) on constate que l'assimilation a la même intensité dans les deux cas, ce type de feuilles rouges présente la même structure, la même épaisseur et le même nombre de chloroleucites, de plus le pigment rouge est uniquement localisé dans l'épiderme.

Dans d'autres cas (*Coleus*, *Prunus Pissardi*, Betterave) l'assimilation est plus faible (la moitié ou les $\frac{3}{4}$) que pour les feuilles vertes correspondantes, mais il est facile d'observer que cette différence correspond à une épaisseur moindre de la feuille et à une quantité moindre de chloroleucites ou de chlorophylle, chez ces variétés l'anthocyane se trouve répartie dans toute l'épaisseur de l'organe (GRIFFON).

Puisque nous considérons les relations existant entre la fonction chlorophyllienne et la coloration des feuilles, ajoutons un mot relativement aux feuilles panachées. Que la panachure soit d'origine infectieuse ou non, elle consiste en la formation de régions dépourvues de chlorophylle et inaptées par conséquent à la décomposition du gaz carbonique,

ces plages, qui peuvent être assez étendues pour intéresser des feuilles entières, sont tantôt blanches (Fusain, Buis .) et ne présentent alors aucun pigment, tantôt d'un jaune doré plus ou moins vif dû à la présence de la xanthophylle (Sureau, *Acer Negundo*)

Il ne faut pas confondre d'ailleurs le phénomène véritable de la panachure avec celui de l'*atyrescence* qui aboutit à un aspect analogue, mais correspond simplement à un décollement plus ou moins étendu de l'épiderme, c'est ce qu'on observe chez le *Lamium maculatum*, le *Begonia Rex* ., l'air interposé entre l'épiderme et le tissu sous-jacent donne une teinte blanche aux régions ainsi modifiées; mais l'assimilation reste absolument normale, le tissu chlorophyllien ne subissant aucune transformation

6 Pigments des Algues

Les Cryptogames vasculaires, les Muscinées et les Algues vertes présentent un pigment chlorophyllien ayant les mêmes propriétés fondamentales que celui que nous avons considéré pour les Phanérogames et auquel ne s'adjoignent que les substances colorées que nous avons envisagées. Mais on sait que certaines Algues présentent des colorations différentes des autres végétaux chlorophylliens, colorations qui ont servi de base à l'établissement des grands groupes de l'embranchement considéré; en outre des Algues vertes on distingue en effet les Algues bleues (Cyanophycees), les Algues brunes (Diatomées, Péridiniacées, Phéophycées) et les

Algues rouges (Erythrophycées ou Floridees) Ces plantes présentent encoire de la chlorophylle proprement dite, ainsi que des pigments xanthophylliens et carotinoides, mais il s'adjoint à ceux-ci des substances colorées speciales à chaque groupe et qui donnent à ces plantes leur teinte caractéristique, considérons successivement à ce point de vue les différentes catégories d'Algues

Cyanophycées

Les Algues bleues présentent dans leurs cellules de la chlorophylle, une substance jaune la *phycoxanthine* et une substance soluble dans l'eau et d'une couleur bleue, la *phycocyanine* Ces plantes ont été regardées comme différant de toutes les autres plantes en ce que la chlorophylle ne s'y trouve pas localisée sur des chloroleucites individualisés, mais est répartie uniformément dans le protoplasme, certains auteurs ont cherché à faire rentrer à cet égard le cas des Cyanophycées dans le cas général, en considérant que la partie périphérique du protoplasme de leurs cellules est assimilable à un chloroleucite

La chlorophylle des Cyanophycees n'a pas été étudiée d'une manière spéciale, la phycoxanthine paraît être de son côté un mélange de carotène et de xanthophylle

Alors que la chlorophylle et la phycoxanthine sont solubles dans l'alcool, la phycocyanine est insoluble dans ce reactif, pour obtenir le pigment on peut introduire des Oscillaires dans de l'eau distillée, les y tuer par une goutte de sulfure de

carbone, au bout de vingt quatre heures le pigment bleu diffuse dans l'eau et on a une solution indigo bleu de phycocyanine présentant une belle fluorescence rouge carmin, si on ajoute au liquide une solution concentrée de sulfate d'ammoniaque, on observe la production de cristaux de phycocyanine d'un bleu foncé

Il s'agit d'une substance albuminoïde, soluble dans l'eau, la glycérine, les alcalis étendus, insoluble au contraire dans l'alcool, l'éther, la benzine, les acides étendus Il existe plusieurs variétés de ce pigment, se distinguant par la teinte de leurs solutions aqueuses, celle de leur fluorescence et par leur spectre d'absorption Molisch distingue

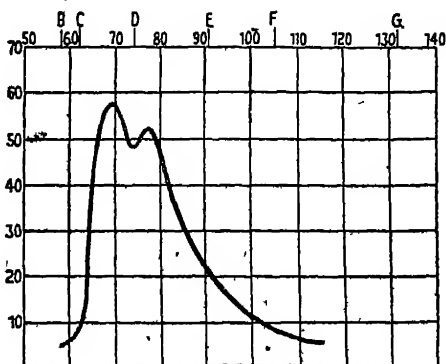


Fig 44. — Courbe représentant l'absorption de la lumière par une solution de phycocyanine (KYLIN)

ainsi les phycocyanines bleues et violettes correspondant, les premières à des espèces d'un vert franc, les secondes à des plantes dont la couleur

tire sur le vert olive ou le brun. Les phycocyanines ne sont d'ailleurs pas absolument propres au groupe des Cyanophycees et KYLIN en a signalé l'existence chez plusieurs Floridées (*Ceramium rubrum*, *Chondrus crispus*, *Lemanea*, *Porphyra*)

Toutes les phycocyanines présentent dans leur spectre d'absorption une bande principale située entre les raies C et D (fig 44), son axe correspondrait à $\lambda = 620 \mu\mu$, l'absorption est encore importante au niveau de la raie D et devient très faible à partir de la raie E

Diatomées

Ces Algues unicellulaires, à membrane cellulosique imprégnée de silice, sont colorées en brun et le fait tient à ce que leurs chloroleucites contiennent, en outre d'une chlorophylle, un pigment spécial qu'on a d'abord désigné sous le nom de *diatomine* et qui paraît bien être identique à la phycoxanthine

L'extrait alcoolique total des Diatomées présente un maximum d'absorption principal dans le rouge, entre B et C, et un maximum secondaire en deçà de la raie E, ce dernier est peut-être en relation avec la présence de la phycoxanthine

Les Périidinies possèdent également un pigment brun qu'on a d'abord assimilé à la diatomine, mais qui paraît en différer par certaines propriétés, il s'agirait encore d'une substance du groupe de la phycoxanthine

Phéophycées

Ces Algues brunes présentent dans leurs chloroleucites de la chlorophylle α , mais la chlorophylle β des végétaux supérieurs fait défaut, par contre on y a signalé une troisième chlorophylle, la chlorophylle γ , qui appartient en propre à ce groupe de végétaux, cette chlorophylle γ n'est autre que la substance qu'on avait désignée antérieurement sous le nom de *chlorofucine*.

Quant aux pigments surnuméraires, leur histoire est assez confuse et les opinions à leur égard assez contradictoires. On a décrit des substances affines à la phycoxanthine et correspondant au moins à trois constituants, une carotène, une xanthophylle (fucoxanthophylle) et une *fucoxanthine*, jaune en solution étendue et d'un rouge brun à l'intérieur des chloroleucites, c'est à cette dernière matière que les Phéophycées devraient leur coloration brune caractéristique. On aurait donc encore pour les Algues brunes de la chlorophylle α laquelle se trouveraient surajoutés des pigments spéciaux.

MOLISCH a substitué à cette notion d'un pigment chlorophyllien simplement masqué par des substances surajoutées, celle d'un unique pigment assimilateur brun, la *phéophylle*, qui ne serait qu'une variété de chlorophylle, si, lorsqu'on tue les Algues brunes, par la chaleur par exemple, celles-ci acquièrent une coloration verte, cela tient, d'après MOLISCH, à ce que la phéophylle se transforme en chlorophylle et d'autres substances, les vues de MOLISCH n'ont pas été acceptées et on admet géné-

ralement actuellement qu'on est en présence d'une juxtaposition de deux sortes de pigments, si les Algues brunes verdissent sous l'action de la chaleur ou de l'alcool, cela tiendrait à la séparation des deux sortes de substances.

Le maximum d'absorption de la lumière est situé pour les Algues brunes entre les raies D et E

Floridées

Dans ce dernier groupe d'Algues nous rencontrons encore dans les chloroleucites de la chlorophylle, des substances carotinoïdes et xantophylliennes et enfin un pigment rouge, la *phycoérythrine* qu'il est facile d'extraire, il suffit de placer des Algues rouges marines dans de l'eau douce pour voir la substance colorante diffuser en dehors des cellules, en même temps que la plante prend une couleur verte, si on traite au contraire les Algues rouges par l'éther, on extrait la chlorophylle et la phycoérythrine reste dans les chloroleucites

Pour obtenir une solution pure de phycoérythrine les Algues lavées sont placées dans de l'eau distillée et tuées par une petite quantité de sulfure de carbone, la solution aqueuse est reprise après filtration par l'alcool qui précipite le pigment en une masse amorphe, reprise à nouveau par l'eau, par l'alcool, puis à nouveau par l'eau, celle-ci fournit une solution qui est d'un beau rouge carmin en lumière transmise, et donne naissance à une forte fluorescence orangée en lumière réfléchie, par évaporation une goutte de cette solution donne naissance à des cristaux

On peut du reste déterminer la cristallisation de la phycoérythrine à l'intérieur des cellules elles-mêmes, on y arrive aisément en traitant des portions de thalle par une solution de chlorure de

sodium à 10 %, le pigment se dissout dans les cellules, y forme des masses arrondies, alors que les chloroleucites apparaissent avec une coloration verte, puis, au bout de une à trois heures, les plages rouges se transforment en cristaux (fig 45) qui ont la forme de prismes hexagonaux

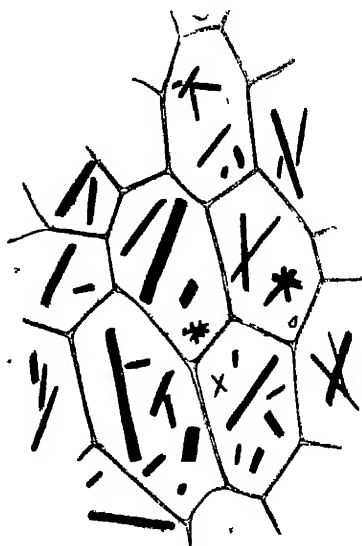


Fig 45 — Cristaux de phycoérythrine dans le thalle d'un *Nitophyllum* (Algue rouge)

La phycoérythrine, comme la phycocyanine, appartient au groupe des substances al-

buminoïdes, soluble dans l'eau, elle est insoluble dans l'alcool, l'éther, la benzine, le sulfure de carbone, sous l'action de la potasse étendue elle prend une couleur bleue foncée ou d'un vert bleuâtre, sans se dissoudre, après ce traitement l'acide chlorhydrique étendu fait réapparaître la

couleur rouge primitive, si toutefois l'action de l'alcali n'a pas été trop prolongée

Le spectre d'absorption de la phycoérythrine présente 3 bandes, deux situées entre les raies D et E et une 3^e entre les raies E et F.

Certaines Floridées, telles que les *Batrachospermum*, présentent aussi de la phycocyanine, et cela quelquefois à l'exclusion de la phycoérythrine, inversement la phycoérythrine se rencontre chez diverses Algues bleues [*Oscillatoria* (BOCAT) et *Nostoc* (TEODORESCO)], on peut séparer facilement la phycocyanine et la phycoérythrine du *Nostoc commune* en se basant sur le fait que les deux substances ne sont pas absorbées avec la même rapidité par le papier à filtrer.

Quelle est la signification de ces pigments variés qui viennent chez les Algues se surajouter à la chlorophylle? Le fait qui apparaît avec le plus de netteté est que la bande principale B-C d'absorption des cellules assimilatrices se trouve être déplacée, du fait des pigments surnuméraires, dans une région plus réfrangible, vers la raie D pour les Cyanophycees, entre D et E pour les Algues brunes, entre D et F pour les Algues rouges. Or ENGELMANN a étudié, à l'aide de sa méthode des bactéries chimiotactiques vis à vis de l'oxygène, l'assimilation des diverses sortes d'Algues dans les différentes régions du spectre, il résulte de ses expériences que le maximum d'assimilation a toujours lieu dans la région correspondant aux radiations absorbées le plus énergiquement, il y a donc encore ici con-

cordance entre les radiations absorbées et les radiations efficaces de l'assimilation du gaz carbonique.

De plus si nous appelons A_r et A_v les intensités de l'assimilation dans la moitié la moins réfrangible et la moitié la plus réfrangible du spectre, on constate que le rapport $\frac{A_r}{A_v}$, que nous avons vu être sensiblement égal à l'unité dans le cas des Algues vertes devient $\frac{1}{1,2}$ pour les Algues brunes et $\frac{1}{2}$ pour les Algues rouges, la région la plus efficace du spectre se déplace donc ici, en même temps que la bande principale d'absorption, vers le violet à partir des Algues vertes.

Les résultats obtenus par ENGELMANN viennent d'être vérifiés par WURMSER (1920) par une autre méthode consistant à comparer l'assimilation d'Algues marines, vertes ou rouges, en présence de lumière rouge ($\lambda > 580 \mu\mu$), verte (580-460) ou bleue ($\lambda < 460$), le dégagement d'oxygène était apprécié par le degré d'alcalinité que prend l'eau en présence des Algues, si on s'adresse à *Ulva Lactuca* (Algue verte) et à *Rhodomenia palmata* (Floridee) on observe, pour des conditions identiques, un déplacement du premier maximum pour la seconde espèce, et l'assimilation de l'Algue rouge devient en particulier très sensible en lumière verte.

On est ainsi amené à considérer la substance assimilatrice des Algues autres que les Algues vertes comme formée par l'association de la chlorophylle et soit de la phycocyanine, soit de la fucoxanthine, soit enfin de la phycoérythrine.

Les particularités présentées par les Algues dans leur assimilation se trouvent être en relation avec la distribution de ces plantes dans la mer, on sait en effet que les Algues vertes dominent, avec les Algues bleues, dans les régions les moins profondes, puis ce sont les Algues brunes qui sont les plus abondantes, dans la zone la plus profonde, allant jusqu'à 120 mètres environ, on ne trouve plus enfin que des Algues rouges

D'autre part, si, pour certaines espèces d'Algues rouges, on compare les individus vivant à des profondeurs différentes, on constate des modifications dans la coloration, ceux qui se développent profondément sont d'un vert plus ou moins accentué, la chose est en particulier frappante pour *Rhodymenia palmata* et *Chondrus crispus*. La vitesse d'assimilation des deux sortes de formes est d'ailleurs très différente, la variété verte se trouve assimiler environ 3 fois moins pour le *Rhodymenia palmata* et 5 fois moins pour le *Chondrus crispus* (WURMSER et M^{me} J. DUCLAU), ce qui correspond du reste à une teneur en chlorophylle 2 ou 3 fois moindre, alors que les pigments du groupe de la carotène et de la xanthophylle restent sensiblement en quantité constante. Une lumière vive apparaît comme détruisant la phycoérythrine et amenant d'autre part un nouvel équilibre entre la vitesse de destruction et celle de formation de la chlorophylle.

Or, si on fait passer la lumière solaire à travers une couche d'eau d'épaisseur suffisante, on constate que le spectre fourni par cette lumière au sortir de la nappe liquide ne présente plus les

radiations les moins réfrangibles, celles-ci ont été absorbées par l'eau, c'est ainsi qu'au sortir d'un tube rempli d'eau, long de 14 mètres et fermé à ses deux extrémités par des glaces, les radiations rouges ont complètement disparu, le maximum d'intensité est alors situé dans le vert et le vert bleu, ce maximum d'intensité lumineuse se trouve précisément correspondre à la région des rayons efficaces dans l'assimilation du carbone par les Algues brunes et les Algues rouges.

Nous serions ainsi en présence d'une adaptation des matières pigmentaires des végétaux considérés aux conditions d'éclairement dans lesquelles ils se développent. Il s'agirait d'un fait analogue à celui que GAIDUKOW a établi expérimentalement pour des Algues bleues exposées à des lumières de colorations variées, ces plantes modifient leur coloration dans de telles conditions, en lumière rouge elles prennent une coloration verte, en lumière jaune brunâtre une coloration vert bleuâtre, en lumière verte une teinte rougeâtre, en lumière bleue une couleur jaune brunâtre, on se trouve ainsi en présence d'une *adaptation chromatique complémentaire*.

Bactéries vertes; Bactéries pourpres

Les végétaux qu'on place dans le groupe des Bactéries sont très généralement caractérisés par l'absence de chlorophylle et partant par l'impossibilité où se trouvent ces êtres d'utiliser le carbone du gaz carbonique de l'air. On a cependant signalé un certain nombre de Bactéries pourvues d'un

pigment vert et mis en évidence pour plusieurs un dégagement d'oxygène à la lumière, mais, dans les cas où on a pu identifier le pigment à de la chlorophylle, il semble bien qu'on soit en présence d'Algues unicellulaires particulièrement petites; d'ailleurs plusieurs des pigments verts des Bactéries n'ont pas de rapport chimique avec la chlorophylle, et la question demande une nouvelle étude.

ENGELMANN a appelé l'attention sur un groupe de Bactéries désignées sous le nom de Bactéries pourpres en raison de leur coloration, ce sont par exemple le *Bacterium photometricum*, le *Chromatium vinosum*, le *Chromatium Okeni*, le *Clathrocystis roseopersina*, l'auteur leur a reconnu la faculté de décomposer le gaz carbonique à la lumière, grâce à un pigment spécial. Ce pigment est complexe, il est constitué par une substance verte, la *bactériochlorine* qui n'a pas de rapport avec la chlorophylle et paraît se rapprocher des carotines, et une matière rouge, la *bactériopurpurine*, celle-ci peut s'extraire à l'état pur et s'obtenir en cristaux, elle est insoluble dans l'eau et la glycérine, peu soluble dans l'alcool absolu, très soluble dans l'éther, le chloroforme, le sulfure de carbone; en présence de l'acide sulfurique pur on obtient une coloration indigo foncé comme avec les carotines, dont MOLISCH rapproche le pigment en question.

ENGELMANN a été amené à regarder la bactériopurpurine comme capable de déterminer la décomposition du gaz carbonique à l'aide des radiations jaunes, vertes et infra-rouges, mais ces

résultats ne paraissent pas définitifs, MOLISCH se demande si les résultats obtenus par ENGELMANN ne sont pas dus à l'association d'Algues vertes microscopiques aux Bactéries pourpres et en fait cet auteur n'a rien obtenu de semblable avec des cultures pures de ces dernières, qui se sont montrées incapables de vivre en dehors de toute matière organique

E — PRODUITS RESULTANT DE L'ASSIMILATION DU GAZ CARBONIQUE

Dans tout ce qui précède nous avons uniquement

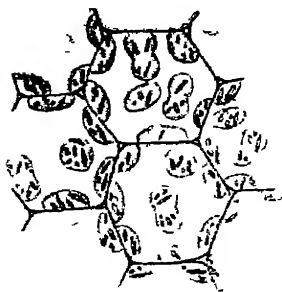


Fig 46. — Grains d'amidon
qui se sont constitués à l'in-
térieur des chloroleucites

considéié l'assimilation chlorophyllienne au point de vue des échanges gazeux qui en résultent entre la plante et l'atmosphère, nous avons maintenant à nous demander ce que devient le carbone retenu par le végétal

Des expériences très simples permettent de montrer que pour beaucoup de feuilles, la fixation de carbone s'accompagne de la formation d'*amidon* qui a lieu à l'intérieur même des chloroleucites (fig 46), et que toute condition qui favorise ou suspend la décomposition du gaz carbonique

augmente ou supprime la formation d'amidon

Pour montrer que l'apparition de l'amidon est sous la dépendance de la lumière, il suffit d'exposer une feuille capable d'en produire à la lumière solaire, après avoir protégé contre celle-ci, à l'aide de papier d'étain par exemple, une certaine portion du limbe; lorsque l'action de la lumière s'est exercée pendant une journée, on traite la feuille par de l'eau bouillante qui gonfle les grains d'amidon, puis par de l'alcool à 90° qui enlève à chaud toute la chlorophylle, on fait agir enfin sur la feuille ainsi décolorée une solution d'iode, et on constate que toutes les parties qui ont reçu la lumière se colorent vivement en bleu, alors que les régions protégées par le papier d'étain restent incolores (fig 47), l'amidon ne s'est donc formé que dans les cellules éclairées



Fig. 47 — Feuille qui a été exposée à la lumière, sauf dans sa région médiane. de l'amidon s'est formé uniquement dans les zones éclairées

On peut de la même manière observer au microscope la formation des grains d'amidon sous l'influence de la lumière, en s'adressant à des filaments de *Spirogyre*, maintenus pendant quelque temps à l'obscurité ils apparaissent comme complètement dépourvus d'amidon, si on vient à les éclairer, on constate, au bout de 5 minutes environ, l'existence d'amidon dans les chloroleucites.

D'autre part, et la chose est importante, ce sont les mêmes radiations qui déterminent la décomposition du gaz carbonique et la formation d'amidon, on peut le montrer en éclairant une feuille avec un spectre, puis la traitant comme il a été dit plus haut, la coloration bleue, caractéristique de l'amidon, n'apparaît que dans les régions qui correspondent aux bandes d'absorption de la chlorophylle et particulièrement au niveau de la région BC, l'*amylogramme* obtenu est superposable au spectre d'absorption

C'est bien, d'autre part, le gaz carbonique qui fournit le carbone entrant dans la constitution de l'amidon, si on place une plante verte dans une atmosphère privée de gaz carbonique, par exemple à l'intérieur d'un vase communiquant avec l'atmosphère externe par l'intermédiaire d'un tube rempli de morceaux de potasse caustique, on n'observe plus aucune formation d'amidon dans les chloro-leucites, bien que la plante soit exposée à la lumière. Inversement si le végétal est placé dans une atmosphère riche en gaz carbonique l'amidon se forme plus rapidement et en plus grande quantité qu'à l'air libre

Mesure de l'intensité du phénomène chlorophyllien par l'augmentation du poids de substance sèche — On s'est longtemps servi, à la suite de SACHS, de l'amidon ou de corps analogues apparaissant ainsi du fait de la fixation du carbone du gaz carbonique pour mettre en évidence le phénomène chlorophyllien et même pour en effectuer des mesures quantitatives

La méthode consiste à peser, après dessiccation, une rondelle prélevée à l'emporte-pièce sur une feuille qui a séjourné à l'obscurité quelque temps, puis à répéter l'opération sur une feuille semblable, après un séjour à la lumière, l'augmentation du poids peut renseigner, dans une certaine mesure, sur la quantité d'amidon et de sucres produits; c'est ainsi que des feuilles de Soleil (*Helianthus annuus*), attachées à leur tige, subissent pendant le jour, par mètre carré et par heure, une augmentation du poids de la matière sèche représentée par 0^{gr}91, pendant la nuit, au contraire, il se produit une perte de 0^{gr}96, il faut d'ailleurs observer qu'à l'époque où on réalise de telles expériences la durée de la nuit est sensiblement plus faible que celle du jour, si bien que le phénomène résultant ne se traduit nullement par une perte au bout de 24 heures.

Si on opère avec des feuilles détachées et immergées par leurs pétioles dans de l'eau, le gain devient plus considérable et égal par exemple à 1^{gr}64, cette différence tient à ce que le gain en poids des feuilles attachées à la plante est la résultante du phénomène d'assimilation et de la migration qui s'effectue constamment de la feuille vers les autres organes, or cette migration n'a pas lieu pour une feuille détachée de la tige, c'est à elle par contre qu'on doit rapporter la diminution de poids d'une feuille laissée adhérente à la tige pendant la nuit.

Si on considère une plante de Soleil arrivée à son développement maximum, on peut estimer à 36 grammes la masse de substance sèche élaborée du fait de l'assimilation chlorophyllienne pendant une

journee et à 2 kilogrammes environ la masse de substance seche fabriquee au cours d'un été par cette plante

En rapportant le phénomène chlorophyllien à l'hectare de terre cultivée on arrive à reconnaître pour une telle surface la formation de 6 000 à 7 000 kilogrammes de substance sèche, toutes ces données sont d'ailleurs en concordance avec les quantités de gaz carbonique décomposé dans les mêmes conditions

Les indications numeriques fournies par la méthode de pesec que nous envisageons, sont, lorsqu'on les rapporte à l'unité de surface foliaire (mètre carré) et à l'unité de temps (heure), assez variables avec les différentes espèces; qu'il nous suffise de dire que la Capucine n'elabore que de 0^{gr}2 à 0^{gr}3 de substance sèche lorsque le Soleil en fabrique de 0^{gr}4 à 0^{gr}5

Si on enrichit artificiellement l'atmosphère en gaz carbonique, l'augmentation de poids devient beaucoup plus intense, elle atteint 2^{gr}86 pour le Soleil en présence de 3 % de gaz carbonique. Cet enrichissement de l'atmosphère en gaz carbonique se produit dans certaines conditions de culture, par exemple sous châssis ou sous cloche, le terreau, très riche en humus, subit constamment, nous le verrons, des phénomènes d'oxydation aboutissant à un dégagement de gaz carbonique, celui-ci s'accumule dans l'atmosphère confinée réalisée par les dispositifs employés et contribue à rendre la végétation plus active

Assimilation chlorophyllienne et cryoscopie. —

L'enrichissement des tissus verts en substances sucrées, sous l'action de la lumière entraîne des variations notables dans l'abaissement du point de congélation des jus de presse, il est bien évident que dans ce cas seules les substances solubles interviennent ATKINS (1910) a obtenu les résultats suivants pour des feuilles de Lilas détachées de la plante et exposées 1 h 1/2 à la lumière, les pétioles étant plongées dans de l'eau, ou pour des feuilles semblables laissées deux jours à l'obscurité

	Abaissement du point de congélation	Pression osmotique correspondante
	—	— atm
Feuilles témoins	1°123	17,12
Feuilles exposées 1 h 1/2 à la lumière	2°135	25,68
— maintenues 2 jours à l'obscurité	1°183	14,23

La pression osmotique augmente sensiblement sous l'action de la lumière et diminue au contraire à l'obscurité. Faisons d'ailleurs remarquer qu'on ne peut conclure de ces seules données à une formation de substances sucrées aux dépens du gaz carbonique, les modifications que subit la pression osmotique pouvant provenir de condensations ou de simplifications moléculaires intervenant dans les substances qui existent primitivement dans le tissu considéré

L'amidon est-il le premier produit de l'assimilation chlorophyllienne ? On a tout d'abord pensé que l'amidon était le premier produit apparent de la synthèse chlorophyllienne, cet amidon se disloquerait ensuite pour donner naissance à des sucres plus

simples qui circuleraient dans la plante, c'est le phénomène auquel on assiste en particulier pendant la nuit, au cours de laquelle l'amidon formé durant le jour précédent disparaît en effet.

En fait, pour la plupart des feuilles, l'amidon nous renseigne sur la marche de l'assimilation chlorophyllienne, mais cette substance fait défaut dans les feuilles de certaines plantes où il est remplacé par des sucres plus simples, monosaccharides ou disaccharides, d'autre part la complexité même de la molécule de l'amidon a posé la question de savoir si son apparition ne serait pas consécutive de la formation de sucres solubles, de poids moléculaires moins élevés, qui seraient les premières substances dérivant directement de la fonction chlorophyllienne. Divers auteurs ont cherché la solution de ce problème et il nous faut passer en revue les divers arguments qui plaident en faveur de la formation de l'amidon à partir de sucres moins condensés.

On a tout d'abord fait remarquer que l'amidon n'apparaît dans les cellules de *Spirogyre* qu'au bout d'un certain temps après le début de l'exposition à la lumière, alors qu'on constate de suite une décomposition du gaz carbonique, mais cet argument n'a que peu de force, car on ne peut évidemment observer au microscope des grains d'amidon que lorsque ceux-ci ont atteint des dimensions appréciables.

Une autre série d'arguments est relative aux plantes chez lesquelles il n'apparaît pas d'amidon dans les chloroleucites; alors en effet que certaines feuilles sont très riches en amidon, il n'en existe

que de faibles quantites dans les Gentianeées et les Iridees, et beaucoup de Liliacées, d'Amaryllidees et d'Orchidees n'en présentent normalement pas ; il en est de même du Ble Chez ces dernieres plantes la quantité de sucres solubles, non réducteurs ou réducteurs, suit du reste une marche en tout semblable à la proportion d'amidon dans les autres feuilles (A MEYER) augmentation à la lumière, diminution à l'obscurité, et les sucres solubles apparaissent comme ayant le même rôle que l'amidon

Mais il y a plus, si on vient à placer des feuilles d'Iris à la lumière, ou même à l'obscurité, sur une solution suffisamment concentrée de glucose, de levulose, de maltose, de saccharose ou même de glycérine, on constate l'apparition d'une quantité considérable d'amidon, dont la formation paraît ainsi dépendre de la concentration de la cellule en sucres plus simples Il en est de même pour des feuilles d'Oignon, de Laitue, d'Orchidees, chez lesquelles on peut aussi provoquer la formation d'amidon, normalement absent chez ces especes, en les mettant en contact avec des solutions de sucres ou encore en les faisant assimiler dans une atmosphère riche en gaz carbonique D'après ces expériences, ce sont les sucres solubles qu'on est amené à regarder comme les premiers produits apparents de l'assimilation chlorophyllienne, ils ne donneraient ensuite naissance à de l'amidon que lorsque serait réalisée une certaine concentration de ces sucres, concentration qui serait variable avec les différentes espèces végétales et ne se trou-

verait jamais réalisée dans les conditions normales pour plusieurs d'entre elles

Dans certaines plantes l'amidon coexiste avec des sucres solubles qui suivent la même loi que lui à point de vue quantitatif, c'est ce qui a lieu par exemple chez la Betterave, comme l'amidon, le saccharose s'accumule dans les feuilles de ce végétal à la lumière pour diminuer à l'obscurité, les quelques chiffres suivants, empruntés à A. GIRARD, renseignent sur ces modifications des quantités de saccharose, celles que présentent les sucres réducteurs étant beaucoup moins accentuées.

		Saccharose	Sucres réducteurs
		—	—
18-19 août	4 h soir	0,92	1,54
	4 h. matin	0,35	1,14
22-23 août	4 h soir	0,40	1,60
	4 h. matin	0,18	1,14
1-2 septembre	4 h soir	0,65	2,07
	4 h matin	0,23	1,84

A. GIRARD n'a pas abordé le problème de la relation qui peut exister entre l'amidon et le saccharose dans les feuilles de la Betterave, mais ce qui se trouve établi par ses recherches, c'est le fait que le saccharose, comme l'amidon, suit la même marche que l'activité chlorophyllienne

BROWN et MORRIS ont fait paraître en 1893 un important travail dans lequel ils étudient les variations journalières des différents sucres existant dans la feuille de Capucine et cherchent à conclure des données numériques obtenues à la filiation de ces substances

Il existe dans les feuilles de la Capucine de l'amidon, du maltose, du saccharose, du glucose et du lévulose, les feuilles, desséchées rapidement à 100° à la vapeur, sont tout d'abord traitées par l'éther qui entraîne la chlorophylle et les corps gras, elles sont ensuite mises à digérer dans de l'alcool à 80 % pendant 24 heures à la température de 40-45° C, cet alcool, neutralisé par de l'ammoniaque pour empêcher l'action hydrolysante des acides, est distillé, le liquide concentré est traité par de l'acetate basique de plomb qui précipite les tannins, les acides aminés et les matières protéiques; le tout est filtré, lavé et on obtient ainsi un liquide qui contient l'ensemble des sucres solubles, on en détermine le pouvoir rotatoire et le pouvoir reducteur vis à vis de la liqueur de Fehling, puis on traite une portion par de l'invertine à 50°, le ferment en question transforme le saccharose en glucose et levulose, on évalue les nouveaux pouvoirs rotatoire et reducteur et on peut conclure des mesures effectuées aux quantités de glucose, de lévulose et de saccharose. Une autre portion est soumise pendant 1 heure à 100° à l'action de l'acide chlorhydrique à 6 % qui dédouble le maltose, on mesure à nouveau les pouvoirs rotatoire et réducteur qui permettent le calcul de la quantité de maltose contenue dans les feuilles. Quant à l'amidon il est resté dans le résidu des feuilles soumises à l'action de l'alcool, ce résidu est repris par l'eau à l'ébullition, l'amidon ainsi gonflé est hydrolysé par la diastase qui lui est spéciale, l'amylase, et dosé à l'état de sucre soluble

BROWN et MORRIS ont ainsi obtenu pour 100 grammes de feuilles sechées de Capucine les quantités moyennes suivantes de sucres solubles

Saccharose	38 ⁵ 39	} 88 ⁵ 59
Maltose	08 ⁵ 61	
Glucose	28 ⁵ 41	
Lévulose	28 ⁵ 18	

Arrivons maintenant au problème qui nous intéresse, c'est à dire celui des rapports qui existent entre ces sucres et l'amidon

Des feuilles cueillies à 5 heures du matin ont été réparties en deux lots, le premier *a* préparé immédiatement pour l'analyse, le second *b* exposé à la lumière pendant 12 heures, les pétioles baignant dans l'eau, enfin un troisième lot *c* correspondait à des feuilles restées adhérentes aux plantes et ayant subi l'action de la même lumière pendant le même temps que les précédentes, les deux lots *b* et *c* étaient traités simultanément à 5 heures du soir

Les résultats sont les suivants :

	<u><i>a</i></u>	<u><i>b</i></u>	<u><i>c</i></u>
Amidon	1,23	3,91	4,59
Saccharose	4,65	8,85	3,86
Maltose	1,18	0,69	5,33
Glucose	0,97	1,20	0,
Lévulose	2,99	6,44	0,39
TOTAL des sucres solubles,	9,79	17,18	9,58

De ce tableau il résulte que dans les feuilles coupées et mises par leurs pétioles en contact avec

de l'eau il s'accumule non seulement de l'amidon, mais une quantité considérable de saccharose, comme SACHS l'avait déjà montré nous voyons que dans ces conditions le poids des sucres totaux passe de $1,23 + 9,79 = 11,2$ à $3,91 + 17,18 = 21,09$ dans le lot *b*, alors qu'il n'atteint que $4,59 + 9,58 = 14,17$ dans le lot *c*, le second lot nous renseignant sur la formation totale des matières hydrocarbonées, diminuées seulement de la consommation due à la respiration, alors que pour le troisième lot nous n'observons que la différence entre les matières élaborées et celles qui émigrent dans la tige,

Non seulement le saccharose s'accumule à la manière de l'amidon, mais nous pouvons remarquer qu'il se forme moins d'amidon dans les feuilles coupées que dans les feuilles attachées à leur tige

La glucose est en faible quantité et n'a guère varié de *a* à *b*, le lévulose au contraire a passé de 2,99 à 6,44, il est donc difficile de considérer le glucose comme le premier produit formé dans l'assimilation chlorophyllienne et donnant naissance par polymérisation à l'amidon, il est beaucoup plus probable que le glucose et le lévulose proviennent de l'inversion du saccharose et que, si le glucose est en plus faible quantité, cela tient à ce qu'il est beaucoup plus vite consommé dans le phénomène respiratoire, nous aurons l'occasion de revenir sur cette question et de montrer qu'il en est bien aussi

BROWN et MORRIS ont enfin établi ce que deviennent les différents sucres lorsqu'on laisse des feuilles, dont les pétioles plongent dans l'eau,

à l'obscurité pendant 24 heures, l'analyse des sucres avant et après l'expérience a donné les résultats consignés ci-dessous

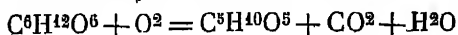
	<i>Avant</i>	<i>Après</i>
Amidon.	5,42	0,90
Saccharose	7,33	3,35
Maltose	2,71	1,28
Glucose	0,	1,34
Lévuiose	2,11	3,76
TOTAL des sucres solubles	12,15	9,73

Le glucose et le lévulose ont augmenté, ce qui ne peut s'expliquer que par leur formation à partir d'autres sucres et en particulier du saccharose et de l'amidon que nous voyons diminuer d'une manière très importante, le maltose provenant de l'amidon est consommé en partie, comme le sont le glucose et le lévulose provenant du saccharose

Restent donc comme produits s'accumulant dans les feuilles sous l'action de la lumière, le saccharose et l'amidon, sans qu'ils aient pu en donner une démonstration, Brown et Morris regardent le saccharose comme le premier produit de l'assimilation chlorophyllienne, l'amidon en dérivant lorsque le dissaccharide en question atteint une concentration suffisante

Relation des pentoses avec l'assimilation chlorophyllienne — Il n'a été question dans tout ce qui précède que des sucres appartenant à la catégorie des hexoses ou en dérivant par condensation, les pentoses et les pentosanes qui en proviennent ont-

ils une origine semblable ? Sont-ils 'un resultat direct de l'assimilation chlorophyllienne ? Il ne le semble pas. DE CHALMOT, TOLLENS et TUCKER ont déterminé la teneur des feuilles en pentoses à différents moments de la journée et n'ont pas réussi à observer de différences à cet égard entre la nuit et le jour. Dans d'autres expériences on a constaté que les pentosanes augmentent dans des plantes maintenues à l'obscurité, pour diminuer ensuite, ce serait donc des substances dérivant, comme la cellulose, des produits élaborés au cours de l'assimilation chlorophyllienne, mais ne se formant pas directement aux dépens du gaz carbonique de l'air, l'abaissement de leur taux à une obscurité prolongée amène à les considérer comme des substances de réserve. TOLLENS admet que les pentoses dérivent des hexoses ou des hexosanes (amidon, cellulose) par oxydation, suivant la formule



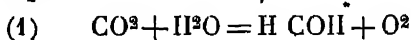
F — MÉCANISME CHIMIQUE DE LA FORMATION DES SUCRES

Ce qui est bien acquis dans ce qui précède c'est que le carbone du gaz carbonique de l'air se retrouve dans la plante sous la forme de sucres plus ou moins simples, mais il y a lieu de chercher à analyser les réactions qui aboutissent à la formation de ces substances sucrées, disons de suite qu'aucune réponse définitive n'a été donnée à cette question; il est cependant intéressant d'examiner

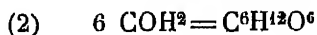
dans quelle voie se sont effectuées les recherches entreprises à cet égard

La théorie qui a réuni le plus de partisans est celle qui voit dans l'aldéhyde formique H COH le premier produit formé à partir du gaz carbonique (BAYEN), cette hypothèse a été féconde au point de vue chimique, car c'est à partir d'elle qu'on a pu réaliser la synthèse des sucres, l'aldéhyde formique ou formol se polymérise en effet assez aisément et donne du trioxyméthylène $\text{C}^3\text{H}^6\text{O}^3$, ce corps, traité par la baryte, a donné une substance réductrice (LÆW) qu'on a d'abord considéré comme un sucre défini, le formose, isomère du glucose; FISCHER a montré depuis qu'il s'agit d'un mélange complexe, contenant entre autres substances le *D*-fructose

La formation de l'aldéhyde formique à partir du gaz carbonique peut se représenter par la formule très simple

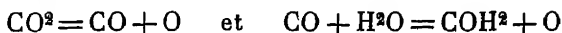


qui correspond à un quotient d'assimilation $\frac{\text{O}^2}{\text{CO}^2}$ égal à l'unité. On aurait ensuite



c'est à dire formation d'un monosaccharide pouvant à son tour se polymériser. On s'est demandé d'autre part dans quelles conditions pourrait se réaliser la formation du formol à partir du gaz carbonique, car la formule (1) correspond à une activité sans exemple de ce corps, on a pensé tout d'abord qu'il pourrait se produire une dissociation du gaz carbonique en oxyde de carbone et oxygène et que

l'oxyde de carbone réagirait sur l'eau pour produire l'aldéhyde formique



Le dégagement d'oxygène s'effectuerait ainsi en deux temps, mais, s'il en était ainsi on devrait pouvoir réaliser l'assimilation chlorophyllienne à partir de l'oxyde de carbone avec un quotient d'assimilation $\frac{\text{O}^2}{\text{CO}} = \frac{1}{2}$, or si certaines expériences (BOTTOMLEY) ont tout d'abord conduit à admettre qu'en effet les plantes vertes pouvaient utiliser l'oxyde de carbone à la lumière, nous avons vu que c'est là une notion qui doit définitivement disparaître

D'autres auteurs ont pensé que la formation d'aldéhyde formique aurait lieu à partir de l'acide carbonique hypothétique CO^3H^2 , on aurait



ou bien encore le gaz carbonique réagirait sur l'eau oxygénée contenue dans les tissus pour donner de l'acide formique $\text{CO}^2 + \text{H}^2\text{O}^2 = \text{H CO}^2\text{H} + \text{O}^2$

L'acide formique ainsi formé donnerait ensuite facilement naissance à de l'aldéhyde formique par réduction aboutissant à une nouvelle quantité d'eau oxygénée. Cette hypothèse accessoire repose sur l'existence de l'eau oxygénée dans les organes végétaux insolés, mais l'expérience n'a pu la mettre en évidence d'une manière définitive.

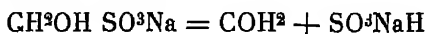
Mais revenons à l'hypothèse initiale et essentielle, celle qui a trait à la formation de l'aldéhyde

dans l'acte chlorophyllien et voyons quels sont les faits sur lesquels elle peut s'appuyer

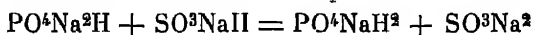
On a tout d'abord cherché à déceler la présence du formol dans les tissus verts exposés à la lumière; certains auteurs (POLLACCI, PRIESTLEY, SCHRYDER) ont conclu de leurs recherches à l'affirmative, mais le fait serait-il parfaitement établi qu'une grave objection se présente relativement à la signification de la présence de ce corps, qui peut en effet se produire à partir de différentes substances, au cours des traitements chimiques qu'on fait subir à l'organe végétal, la substance en question peut ainsi n'avoir aucun rapport avec l'assimilation chlorophyllienne. Et inversement si on ne retrouvait pas ce corps chez les plantes vertes, on ne pourrait rien en conclure touchant la formation possible de l'aldéhyde formique dont la polymérisation pourrait s'effectuer aussitôt après son apparition

Mais, si le formol est produit dans l'assimilation chlorophyllienne, il doit être possible de nourrir les plantes avec cette substance et de réaliser à partir d'elle la synthèse des sucres dans les cellules vertes; on a effectué divers essais dans cette voie, mais on se heurte à une difficulté consistant en ce que l'aldéhyde formique en solution constitue pour les plantes un violent poison, même à une dose de $\frac{1}{50\ 000}$; il faut donc faire agir le formol à des concentrations très faibles et dès maintenant, nous devons admettre que, s'il se forme dans les cellules vertes, il n'y subsiste à l'état libre qu'en quantité très faible.

BOKORNY a tourné la difficulté que nous venons de signaler en expérimentant sur des Spirogyrès à qui il fournissait de l'oxymethylsulfonate de sodium qui, en présence de l'eau, se dédouble lentement en aldéhyde formique et sulfate acide de sodium suivant la formule



Mais ce dernier corps est lui-même toxique, on s'en débarrasse par l'addition de phosphate disodique qu'il transforme en phosphate monosodique, il se forme ainsi du sulfite neutre qui est sans action nuisible sur l'Algue



Or Bokorny a constaté qu'au soleil et en l'absence de gaz carbonique il se constituait dans ces conditions de l'amidon à l'intérieur des cellules de la Spirogyre, ce qui n'avait lieu ni à l'obscurité, ni en l'absence de l'aldéhyde formique. Plus récemment, le même auteur, en employant le formol à l'état gazeux, a pu observer en sa présence une augmentation de récolte pour les plantes vertes supérieures.

On a pu opérer dans ce dernier cas avec des atmosphères contenant jusqu'à 1,3 % de formol, il est seulement nécessaire de prendre certaines précautions consistant à protéger les organes non chlorophylliens contre l'action nocive des vapeurs de formol; on constate, en effet, que les racines ou les jeunes tiges sont particulièrement sensibles à cet égard et présentent rapidement, sous l'action

des vapeurs d'aldéhyde formique, des plages nécrosées brunes, les plantes en expérience sont placées dans un pot dont on recouvre la surface à l'aide d'une couche imperméable de paraffine. Dans ces conditions, des haricots, en présence de vapeurs de formol, ne constituent pas d'amidon, mais leurs sucres réducteurs augmentent dans le rapport de 1 (air sans gaz carbonique ni aldéhyde formique) à 3.

Tel est, dans ses grands traits, l'état actuel de nos connaissances expérimentales vis à vis de l'hypothèse de l'aldéhyde formique qui, sans être définitivement établie, est celle qui a suscité le plus d'expériences.

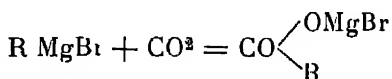
D'autres physiologistes ont pensé que le premier corps formé pourrait aussi bien être la glycérine qu'il est très facile d'obtenir par synthèse à partir du gaz carbonique et de transformer ensuite en sucres, on comprendrait, dans ce cas, la formation des corps gras d'une manière beaucoup plus simple qu'en prenant l'aldéhyde formique comme point de départ.

G — RÔLE DE LA CHLOROPHYLLE

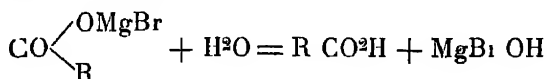
Rôle chimique

Il nous reste à considérer le rôle que joue la chlorophylle dans le phénomène aboutissant à la formation des sucres, c'est surtout un rôle physique qu'on a été amené à lui reconnaître, mais sa constitution chimique a donné à penser à certains auteurs que le pigment pourrait intervenir directement dans la réaction chimique. On a à cet égard

rapproché la chlorophylle, que nous avons vu contenir du magnesium dans sa molécule, des composés organometalliques étudiés par GRIGNARD et de formule générale $R MgBr$, R étant un radical organique tel que CH^3, C^2H^5 , mis en présence du gaz carbonique, ces corps l'absorbent pour donner la réaction suivante



la substance formée, en présence de l'eau, aboutit, suivant la réaction



à la formation d'un acide organique $R CO^2H$, la chlorophylle pourrait intervenir d'une manière analogue pour donner, non pas un acide, mais un aldéhyde tel que l'aldéhyde formique; d'ailleurs nous avons vu qu'on peut aussi bien admettre que c'est l'acide formique qui est le premier produit de l'assimilation

Cette hypothèse revient à considérer la chlorophylle comme douce, vis à vis du gaz carbonique, d'un pouvoir catalytique semblable à celui que nous serons amenés à étudier lorsqu'il s'agira des actions diastasiques et qui serait en rapport avec la présence du magnesium dans la molécule chlorophyllienne

En fait, FENTON a réussi à produire de l'aldéhyde formique en faisant barboter du gaz carbonique dans de l'eau contenant du magnesium métallique

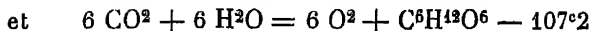
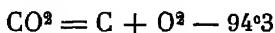
et, d'autre part, on a pu condenser cet aldéhyde formique en lévulose racémique, en faisant intervenir un mélange de magnésie, de sulfate de magnésium et de plomb.

De son côté, Osno a montré que certains dérivés de l'iodure pyrrol-magnésien réagissent sur le gaz carbonique d'une manière identique aux composés de GRIGNARD, ce qui nous rapproche beaucoup de cas de la chlorophylle et vient donner un grand poids à l'hypothèse que nous considérons.

Pour WILLSTÄTTER, qui a repris cet essai d'explication, le phénomène chlorophyllien comprendrait trois phases, une première consisterait en une formation d'acide carbonique CO^3H^2 instable, s'accumulant au voisinage des chloro-leucites, sans que la chlorophylle intervienne d'ailleurs. En second lieu, il se formerait une combinaison de CO^3H^2 et de la chlorophylle, le magnésium servant de lien entre les deux substances, la lumière agirait alors pour transformer le radical carboxylé de la combinaison ainsi produite et aboutir par exemple à de l'aldéhyde formique peroxydée. Dans une troisième et dernière étape, indépendante à nouveau de la chlorophylle, la formaldéhyde peroxydée éliminerait l'oxygène en excès et la molécule primitive de la chlorophylle se trouverait reconstituée.

Rôle physique

Quel que soit le processus chimique de l'assimilation il s'agit d'une réaction qui, partant du gaz carbonique et aboutissant aux sucres, est fortement endothermique, on a en particulier.



Il s'effectue une absorption d'énergie, le gaz carbonique est le produit ultime de l'oxydation des substances carbonées contenues dans les animaux et les végétaux et la fonction chlorophyllienne se trouve assurer le retour du carbone dans le cycle vital, rendant ainsi possible la continuation de la vie à la surface de la terre, elle effectue un travail semblable à celui qui est nécessaire pour relever un poids, par exemple celui d'une horloge, qui utilise ensuite peu à peu l'énergie potentielle acquise pour faire mouvoir les aiguilles, de même en effet les sucres sont dégradés progressivement, en particulier par oxydation, et aboutissent finalement à la formation de gaz carbonique, en cédant à l'être vivant, au cours de ces transformations, l'énergie qui lui est nécessaire pour son fonctionnement

La cause de la réaction qui, partant du gaz carbonique, aboutit à un sucre nous apparaît, d'après tout ce qui précède, comme étant la lumière. Or nous sommes habitués à considérer celle-ci comme une source d'énergie sans valeur pratique, ordinairement en effet la lumière, lorsqu'elle intervient dans des réactions chimiques, le fait en provoquant des phénomènes exothermiques; elle joue alors le rôle d'excitant, sans constituer elle-même une source d'énergie, c'est ainsi qu'elle agit quand elle provoque la combinaison du chlore et de l'hydrogène; elle constitue un catalyseur typique.

On ne peut d'autre part admettre que ce sont des réactions exothermiques provoquées par la lumière dans la plante verte qui constituent une source d'énergie pour la fixation du carbone, ce serait admettre le mouvement perpétuel, car les réactions en question aboutissent précisément à la formation de gaz carbonique

Mais il existe des réactions photochimiques exothermiques, telle est la réduction des sels d'argent, des oxydes de mercure, de l'acide azotique produite par la lumière solaire. L'étude relativement récente de la lumière ultra-violette (D. BERTHELOT) a montré qu'on peut par son emploi réaliser toute une série de décompositions de nombreuses substances organiques et que ces réactions présentent un caractère de réversibilité. C'est ainsi que le gaz carbonique se dédouble en oxyde de carbone et oxygène, que de l'aldéhyde formique peut être obtenu à partir de l'oxyde de carbone et de l'hydrogène, et se condenser en trioxyméthylène, puis en hydrate de carbone, il est donc possible de réaliser par l'emploi des radiations ultra-violettes une synthèse directe des substances sucrées à partir du gaz carbonique

La lumière ultra-violette intervient alors comme une source d'énergie et il en est évidemment de même des radiations efficaces dans l'assimilation chlorophyllienne, mais dans ce dernier cas, entre les substances qui réagissent les unes sur les autres et les radiations lumineuses, se trouve interposé le pigment vert sans lequel tout phénomène d'assimilation est impossible, comment intervient-il ?

paraît bien qu'il se comporte comme un *sensibilisateur optique*

On sait qu'il n'est pas nécessaire, pour qu'une radiation lumineuse agisse sur un corps susceptible d'être modifié par elle, que la radiation soit absorbée par le corps en question il suffit qu'il existe, mélangée intimement au corps modifiable, une substance capable de déterminer l'absorption de la radiation considérée, ce sont de telles substances qu'on appelle des sensibilisateurs optiques, l'exemple le plus connu est relatif aux substances utilisées en photographie (orthochromatisme) pour rendre les sels d'argent, qui, isolés, ne sont réduits que par les radiations violettes et ultra-violettes, sensibles à des radiations moins refrangibles, incapables d'action dans les conditions ordinaires. C'est ainsi que l'éosine sensibilise pour les rayons jaunes et jaunes verts, l'érythrosine pour les rayons jaunes, le chlorure de cyanine pour les radiations rouges et orangees, on a même réussi à rendre les sels d'argent sensibles aux radiations infra-rouges.

Or, si on ajoute de la chlorophylle à une émulsion au collodion de bromure d'argent et qu'on soumette la plaque recouverte de cette émulsion à l'action d'un spectre, on constate que le développement fait apparaître les bandes caractéristiques de la chlorophylle, l'énergie lumineuse a donc été absorbée et fixée au niveau des bandes d'absorption, cette expérience est de tout point comparable à celle qui nous a révélé la formation d'amidon dans une feuille éclairée par un spectre uniquement au niveau des radiations absorbées par la chlorophylle,

nous avons vu d'autre part que les radiations absorbées détruisent la chlorophylle et c'est une nouvelle ressemblance que ce pigment présente avec les autres sensibilisateurs optiques.

Nous sommes donc amené à considérer la chlorophylle comme absorbant l'énergie lumineuse, celle-ci est à son tour transformée en énergie chimique, sans qu'on puisse dire si la substance capable de réaliser cette transformation est la chlorophylle elle-même ou bien une autre substance.

Toutes les tentatives de réalisation de l'assimilation chlorophyllienne en dehors de l'organisme ont échoué jusqu'ici et la méthode des bactéries a montré qu'il ne se produit même aucun dégagement d'oxygène à partir de chloroleucites en apparence intacts, mais provenant de cellules broyées.

La propriété que possède la chlorophylle d'être fluorescente intervient peut-être dans l'explication de l'assimilation du carbone minéral, nous avons dit qu'elle correspondait à une transformation des radiations absorbées et certaines expériences (Bacchi) tendent à faire admettre la production d'aldéhyde formique à partir du gaz carbonique quand on fait barboter celui-ci, en présence de la lumière, dans une solution fluorescente de sel d'urane, si la chose se vérifie, on conçoit la ressemblance que présente ce mode de formation de l'aldéhyde formique avec ce qui se passe dans le phénomène chlorophyllien.

Il n'est peut-être pas sans intérêt de signaler ici que c'est précisément par sa fluorescence que la chlorophylle agit physiologiquement sur certains

organismes vivants. Si, à des solutions très étendues d'alcool méthylique qui sont sans action sur la vie des Protozoaires (Paramécies...) ou de globules sanguins, on mélange un peu d'une teinture de chlorophylle dans l'alcool méthylique, on constate qu'à l'obscurité rien n'est changé aucun effet nocif n'apparaît. Mais, à une lumière même très faible, représentée par exemple par $\frac{1}{3.000\ 000}$ de l'intensité de la lumière solaire directe, les animaux meurent au bout de quelques heures et il se produit une hémolyse des globules sanguins.

C'est à la fluorescence de la chlorophylle qu'on est amené à rapporter cette action, car d'une part l'action photodynamique de la solution de chlorophylle est maxima pour la lumière rouge, d'autre part des substances également fluorescentes (phylloporphyrine, hématoporphyrine, bile, etc..) agissent de même, alors que les substances non fluorescentes, telles que les anthocyanes, restent sans action.

Ajoutons enfin qu'on obtient des résultats identiques avec le jus de plantes étiolées, ce qui donne à penser que les chloroleucites contiennent dans ces conditions un corps fluorescent qui se confond peut-être avec l'une des substances dont dériverait la chlorophylle à la lumière.

Photosynthèse et effet photoélectrique — Il nous reste à dire quelques mots d'une tentative d'explication de la photosynthèse chlorophyllienne basée sur le phénomène connu des physiciens sous le nom d'*effet photoélectrique*. Rappelons qu'il s'agit du

dégagement d'électricité par certains corps sous l'influence de la lumière, l'expérience fondamentale consiste à charger d'électricité positive un plateau métallique relié à un électroscope à feuilles d'or, si on vient à éclairer le plateau avec une lumière riche en radiations ultra-violettes, ou d'un arc électrique par exemple, les feuilles d'or se rapprochent, témoignant d'une perte d'électricité; si le plateau est électriquement neutre au début, il se charge d'électricité positive sous l'action de la lumière, dans les deux cas il y a perte d'électricité négative.

Ce sont les métaux alcalins et leurs amalgams, puis le magnésium, l'aluminium et le zinc pour lesquels le phénomène est le plus intense, les radiations ultra-violettes sont ordinairement les seules à agir, mais dans le cas des métaux alcalins l'émission d'électricité négative a même lieu sous l'action de radiations visibles.

On sait que la théorie électronique considère les atomes chimiques comme constitués par un agglomérat de particules matérielles (hydrogène) électriquement positives, reliées entre elles électrostatiquement par l'interposition d'électrons formant une sorte de ciment, et qu'on peut regarder comme des atomes d'électricité négative. Dans le phénomène de l'effet photoélectrique il s'agirait d'une mise en liberté d'électrons et la force vive de ceux-ci pourrait être utilisée pour la production de diverses réactions; l'énergie lumineuse serait donc de la sorte transformée en énergie chimique.

C'est en invoquant l'effet photoélectrique qu'o

pu expliquer la formation des images latentes dans les plaques photographiques, on a montré que ces images sont capables de se produire à des températures extrêmement basses, voisines du zéro absolu (-273°), ce qui exclut l'idée de transformations chimiques ordinaires, il pourrait par contre s'agir d'un déplacement d'électrons, d'où résulterait une ionisation apparaissant lors de l'emploi d'une substance révélatrice

Les substances sensibilisatrices agiraient également par l'effet photoélectrique qui leur est propre et ainsi pourrait s'expliquer l'expérience que nous avons relatée plus haut et dans laquelle la chlorophylle incorporée à du bromure d'argent rend celui-ci sensible aux radiations rouges.

On a été ainsi amené à se demander si pour la fonction chlorophyllienne il ne s'agissait pas d'un cas particulier d'effet photoélectrique, nous avons dit que la chlorophylle est une substance fluorescente, or les recherches des physiciens ont montré qu'il existait un parallélisme très net entre la fluorescence et l'effet photoélectrique, la fluorescence est toujours l'indice d'une faible fixité de certains électrons; d'autre part le magnésium est un métal présentant un effet photoélectrique marqué et nous savons qu'il entre dans la constitution de la molécule chlorophyllienne, mais il était nécessaire de s'assurer directement si le pigment vert assimilateur donnait lieu à l'effet photoélectrique et pour quelles radiations. C'est l'objet d'un travail récent (1920) de DIXON et POOLE, les auteurs ont pu mettre en évidence un effet photoélectrique

appreciable à partir d'une plaque de cuivre enduite de chlorophylle, sous l'action de la lumière produite par un arc électrique, par contre ils n'ont pu observer le phénomène en question en faisant intervenir de la lumière rouge, les radiations les plus efficaces dans l'assimilation chlorophyllienne sont donc incapables d'arracher à la molécule de chlorophylle certains de ses électrons et de permettre à ceux-ci de déterminer par leur force vive la dissociation du gaz carbonique.

DIXON et POOLE arrivent ainsi à l'idée que la lumière absorbée par la chlorophylle n'est capable de produire un déplacement d'électrons qu'à l'intérieur du système moléculaire du pigment lui-même; en d'autres termes, ils sont amenés à regarder la chlorophylle comme prenant une part directe aux réactions qui aboutissent à la décomposition du gaz carbonique, nous revenons ainsi, avec un autre langage, à l'explication chimique que nous avons considérée tout d'abord

H. — ASSIMILATION CHIMIOSYNTHÉTIQUE DU GAZ CARBONIQUE

Nous avons opposé les plantes vertes ou plantes autotrophes aux plantes dépourvues de chlorophylle ou hétérotrophes, les premières sont capables de réaliser la synthèse des substances ternaires à partir du gaz carbonique de l'air, grâce à l'intervention de la lumière (*photosynthèse*), les secondes effectuent leur nutrition carbonée à partir

de composés organiques élaborés par les plantes vertes. Cette distinction n'est cependant pas absolue, il existe à cet égard une exception remarquable correspondant aux bactéries nitreuses et nitriques, elles aussi sont capables d'emprunter leur carbone à des combinaisons minérales, en l'espèce à des carbonates, mais elles réalisent cette réaction par l'intervention d'une énergie chimique, il s'agit d'une *assimilation chimiosynthétique*.

Les bactéries nitreuses (*Nitrosomonas*, *Nitrosococcus*) déterminent l'oxydation des sels ammoniacaux et donnent naissance à des nitrites, les bactéries nitriques (*Nitrobacter*) oxydent à leur tour les nitrites et les transforment en nitrates. Or ces organismes, contrairement à ce qui se passe pour toutes les autres bactéries connues, peuvent se cultiver dans des milieux exclusivement minéraux, tels que les suivants

Eau	1 000
Phosphate bipotassique	1
Sulfate de magnésium	0,5
Carbonate de magnésium	0,5

auquel on ajoute pour les bactéries nitreuses 0,2 % de phosphate d'ammoniaque, et, pour les bactéries nitriques 0,2 % de nitrite de potassium ou d'ammonium. Nous reviendrons ailleurs, à propos du phénomène de nitrification dans le sol, sur ces organismes que WINOGRADSKY a pu isoler précisément en se servant de la particularité qu'ils présentent de se développer dans un milieu purement minéral, où les autres bactéries sont incapables de se multiplier. Mais dès maintenant ces

bactéries attirent notre attention par le fait que c'est le carbonate introduit dans le milieu de culture qui constitue leur source de carbone, la fixation de celui-ci n'est nullement liée à la lumière et l'énergie nécessaire à ce phénomène doit être recherchée dans l'oxydation que subissent les matières azotées

WINOGRADSKY a pu constater en effet que le gain en carbone est proportionnel à la quantité d'azote oxydé et que pour 1 milligramme de carbone assimilé par les bactéries nitriques il est nécessaire que 33-37 milligrammes d'azote soient oxydés ; il en résulte que la croissance des végétaux en question est assez lente, il faut en effet 65 jours pour obtenir une récolte de 250 grammes de matière fraîche, correspondant à la fixation de 22 milligrammes de carbone

Le qualificatif d'autotrophe n'est donc pas absolument synonyme de chlorophyllien et les plantes auxquelles il s'applique comprennent deux groupes d'importance d'ailleurs très inégale :

1° Les plantes pourvues d'un pigment assimilateur et utilisant pour la fixation du carbone l'énergie solaire ,

2° Les bactéries nitreuses et nitriques auxquelles correspond un phénomène de chimiosynthèse

CHAPITRE III

LES RÉSERVES SUCRÉES

1 Sève élaborée. — Liber

Nous avons vu que toute cellule chlorophyllienne élabore à la lumière des composés sucrés, ceux-ci sont à chaque instant en partie utilisés par la cellule dans diverses réactions, dont les unes aboutissent à une production d'énergie (nous apprendrons à les connaître sous le nom de phénomènes respiratoires) et dont les autres conduisent à la formation de nouvelles quantités de protoplasme et par suite à celle de nouveaux éléments cellulaires. Si, au lieu d'une cellule verte isolée, nous considérons une plante supérieure à chlorophylle, nous constatons que l'assimilation du carbone ne se produit que dans des organes spéciaux, surtout les feuilles, les cellules vertes de ces organes réalisent la synthèse des sucres nécessaires à la plante et, si les cellules chlorophylliennes se comportent comme des éléments autotrophes, toutes les cellules incolores du végétal sont, au point de vue de la nutrition, sous la dépendance des premières, elles sont hétérotrophes.

L'analyse comparée des sucres contenus dans les feuilles à la fin d'une journée et au début de la journée suivante nous a montré que ces substances émigrent vers la tige, le phénomène est continu mais il apparaît surtout pendant la nuit parce que les sucres ne sont pas alors remplacés par une nouvelle synthèse, à cette circulation des sucres sous forme de substances solubles, correspond un tissu spécial, constitué par les *vaisseaux criblés* du liber.

Dans une tige qui possède encore ou qui garde toujours la structure dite primaire, le liber forme une région qui est extérieure à chaque faisceau ligneux, lorsqu'il se constitue des formations libériennes secondaires celles-ci constituent une zone extérieure au bois secondaire et chaque année il apparaît une couche libérienne en même temps qu'une couche ligneuse, les deux régions sont séparées par le méristème secondaire, c'est à dire par une région de cellules en voie de division qui se différencient, d'après ce que nous venons de dire en éléments ligneux vers le dedans, en éléments libériens vers le dehors.

Le liber est constitué par des cellules parenchymateuses sans caractères spéciaux, peut présenter des éléments fibreux de soutien, mais est avant tout caractérisé par les vaisseaux ou tubes criblés, dont le diamètre, ordinairement inférieur à celui des vaisseaux du bois, varie de 10 à 50 μ .

Les tubes criblés sont formés de cellules allongées parallèlement à l'axe de l'organe, les parois transversales qui les séparent présentent une ou

plusieurs plages qu'on a comparées à des cribres (fig 48, *cr*), la paroi cellulosique y est assez mince et percée de nombreux pores qui permettent une

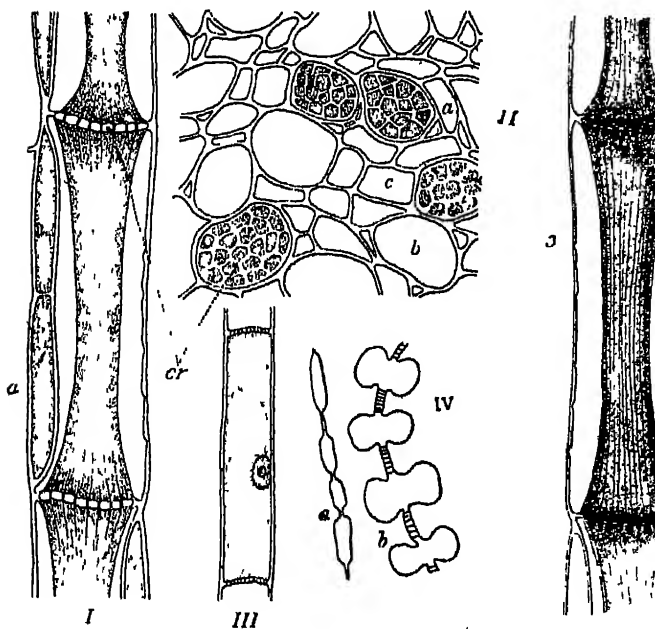


Fig 48 — Tubes criblés de Courge.
I, tube criblé coupé longitudinalement, II, région libérienne avec 4 cribles *cr*, 3, tube criblé à travers les cribles d'une matière mucilagineuse passé de haut en bas

communication directe d'une cellule à une autre, d'un vaisseau libérien, à l'inverse des vaisseaux ligneux ces éléments, conducteurs de la sève élaborée, restent vivants au moins pendant une saison

à l'automne, les cribles s'obturent par un dépôt local de callose, constituant le *cal*

La callose n'est pas connue au point de vue de sa composition chimique, peut-être se rapproche-t-elle à ce point de vue des composés pectiques, elle est insoluble dans l'oxyde de cuivre ammoniacal, même après un traitement par les acides; elle ne donne pas de coloration avec le chlorure de zinc, ni avec les colorants caractéristiques des composés pectiques, elle est soluble dans la soude à 1 % et dans l'ammoniaque, elle fixe particulièrement bien le bleu d'aniline

Chez les plantes vivaces, le cal disparaît au printemps suivant, permettant une nouvelle circulation des produits élaborés par l'assimilation chlorophyllienne si les cellules restent vivantes, ou simplement une circulation aqueuse si ces éléments se réduisent à leur membrane par disparition du protoplasme.

Le contenu des vaisseaux cribles, dont la réaction est souvent alcaline, apparaît très riche en matières organiques, lorsqu'il s'y trouve des grains d'amidon, colorables en bleu ou en rouge par l'iode, on les voit disposés dans la partie inférieure des cellules, comme s'ils étaient entraînés dans cette région par un courant de matières cellulaires s'effectuant de haut en bas, mais on pourrait aussi bien invoquer, pour expliquer le fait, une densité particulièrement grande des grains en question, une observation de Lecomte, concernant les tubes criblés de Courge, est à cet égard plus démonstrative; il s'agit de productions de nature mucilagi-

neuse faisant hernie d'une cellule à l'autre, à travers les pores d'un crible, mettant ainsi en évidence un passage de matériaux d'une cellule supérieure à une cellule inférieure (fig 48, 3)

D'ailleurs, si les données histologiques nous incitent à regarder les tubes criblés comme assurant la circulation des matériaux émigrant des feuilles, des expériences directes nous en indiquent le rôle d'une manière encore plus convaincante. Décortiquons une tige feuillée en été sur une certaine longueur, en enlevant aussi un anneau de tous les tissus extérieurs au bois, on constate que bientôt les tissus périphériques situés en dessous de cette zone ne tardent pas à se flétrir et à se dessécher, par contre il se produit, au dessus de la région décortiquée, une prolifération des tissus, se traduisant par la formation d'un bourrelet; il est facile de voir que ce sont les éléments du liber qui contribuent à la formation de ce nouveau tissu, de plus on constate que, s'il existait de l'amidon dans la moëlle de la tige, celui-ci disparaît en dessous de l'anneau de décortication et augmente au contraire dans la région supérieure.

Ce dernier fait correspond à une accumulation générale des sucres dans la portion du végétal située au dessus de la région décortiquée, on peut s'en rendre compte en opérant vers le mois de mai une décortication annulaire au voisinage du collet d'un Poirier et en comparant les quantités totales de sucres contenues ultérieurement dans la racine, la tige et les feuilles de cet arbre avec celles qui existent dans les organes correspondants d'un

arbre semblable, mais non décortiqué et servant de témoin.

DATES	RACINE		TIGE		FEUILLES	
	témoin	décortiqué	témoin	décortiqué	témoin	décortiqué
16 Juin	28	17	24	29	19	26
4 Août	29	18	25	27	18	25
24 Septembre	34	21	26	30	17	29
1 ^{er} Décembre	29	17	25	26	»	»

On voit que les racines sont sensiblement plus pauvres en substances sucrées pour l'arbre décortiqué, qu'il s'est au contraire produit une accumulation des matières hydrocarbonées dans la tige et encore plus dans les feuilles. On comprend ainsi qu'on puisse obtenir une augmentation de récolte appréciable pour des fruits lorsqu'on vient à opérer une décortication annulaire de la branche qui les porte dans une région située plus bas que celle où s'insèrent les fruits, cette opération est pratiquée par exemple pour le raisin, les pommes et les poires.

De tout ce qui précède, il résulte donc bien que les tissus chargés de conduire les substances nutritives élaborées par la fonction chlorophyllienne sont localisés dans la région extérieure au bois, on n'obtient d'ailleurs plus les résultats précédents, et rien n'est changé à l'allure présentée par la tige, si la décortication annulaire est moins profonde et

n'intéresse que les tissus extérieurs au liber, c'est ce dernier qui est actif dans la conduction de la sève élaborée

On peut obtenir des résultats analogues en remplaçant la décortication annulaire par une constriction qui écrase tous les tissus extérieurs contre le bois; c'est là un phénomène qui se produit fréquemment lorsqu'une tige vivace a été attachée à un support à l'aide d'un fil métallique, par la croissance même de la tige, les tissus parenchymateux extérieurs se trouvent graduellement comprimés et on voit se produire un gros bourrelet au dessus de l'étranglement ainsi réalisé. Dans la pratique du bouturage, qui consiste à mettre une tige sectionnée en contact par sa base avec un sol humide ou même de l'eau, il s'effectue aussi une multiplication cellulaire dans la région libérienne inférieure

L'expérience a cependant montré que certaines espèces végétales ne souffrent pas de la décortication annulaire et ne présentent pas la formation du bourrelet que nous avons signalé, or il se trouve que ces plantes sont précisément celles qui possèdent, en outre du liber normal extraligneux, des faisceaux libériens intraligneux ou périmédullaires qui, en raison de cet emplacement exceptionnel, ne sont pas intéressés dans l'opération de la décortication annulaire et suffisent à assurer la fonction dévolue au tissu criblé.

Signalons encore un argument fourni par la pathologie végétale et plaidant aussi en faveur du rôle que nous venons d'attribuer au liber, dans la maladie de la Pomme de terre qui détermine l'en-

roulement des feuilles, on constate que le tissu libérien est attaqué et assez rapidement détruit, or on voit s'accumuler une grande quantité d'amidon dans le parenchyme foliaire, comme à la suite d'une rupture de continuité produite dans le liber.

Enfin j'ai fourni un argument d'une autre nature en faveur de la signification physiologique que nous avons reconnue aux vaisseaux libériens, il consiste en ce que ces éléments apparaissent d'autant plus nombreux qu'il existe une plus grande quantité de substances organiques circulant dans la plante ou dans l'organe considéré, c'est ainsi que chez le Radis et l'Ipomée le liber augmente en raison du glucose qu'on fait absorber à la plante.

Il est très vraisemblable que les vaisseaux libériens doivent être regardés comme assurant un transport relativement rapide des matières organiques, mais, à partir d'eux, il se produit une circulation plus lente, s'effectuant d'une cellule à une autre, soit par l'intervention des fines communications protoplasmiques dont nous avons décrit ailleurs la structure et indiqué le rôle, soit même à travers la membrane complexe des éléments cellulaires.

2 Notion de réserve

Que nous considérons les substances sucrées dans la cellule qui les a fabriquées ou dans une cellule quelconque de la plante où elles ont été transportées, il arrive fréquemment que leur consommation est inférieure à leur production ou à leur apport, le surplus correspond à la notion de réserve

C'est une réserve de sucre qui s'effectue dans la cellule verte ou nous voyons de l'amidon s'accumuler pendant le jour, mais il s'agit ici d'une réserve de courte durée, d'une réserve *transitoire*, puisque l'amidon disparaît pendant la nuit qui suit sa formation. On peut observer des réserves qui restent inemployées un temps beaucoup plus considérable, c'est ainsi qu'il s'emmagasine du saccharose dans les tiges du Maïs et de la Canne à sucre pendant toute la période de développement végétatif de ces plantes, ce saccharose est d'ailleurs utilisé la même année pour assurer la formation des organes sexuels et des fruits.

D'autres réserves encore plus *durables* ne sont consommées que l'année qui suit leur formation ; entre les deux phases de production et d'utilisation se place un arrêt de la végétation, c'est ce qui arrive pour les graines, ainsi que pour les tubercules de Betterave, de Pomme de terre, etc. Mais l'intervalle de temps qui sépare l'utilisation des réserves de leur formation peut encore être beaucoup plus considérable, comme il arrive pour beaucoup de graines et comme c'est le cas pour des plantes telles que l'*Agave* qui emmagasine d'une manière continue des réserves dans ses feuilles épaisses, pour ne les consommer que lorsque la plante a atteint environ l'âge de cinquante ans, auquel se produit la floraison et se constituent les graines, on voit dans cette phase, qui précède de peu la mort de la plante, les feuilles se vider et par suite se rider et se flétrir.

La notion de réserve est donc difficile à préciser

au point de vue du temps, mais au point de vue chimique il s'agit le plus souvent de substances relativement complexes, qui ne sont pas utilisables telles quelles et qui ont besoin, pour pouvoir être consommées, d'être transformées en substances plus simples, nous étudierons ailleurs la nature de cette transformation et son mécanisme, nous nous contenterons ici de rechercher comment les réserves sucrées s'accumulent dans les différents organes des végétaux, un certain nombre d'exemples nous montrera la généralité du phénomène et l'uniformité de son allure, nous considérerons tout d'abord à cet égard les tubercules

3 Formation des réserves de sucre dans le tubercule de la Betterave

On sait que la Betterave cultivée est une plante bisannuelle, au cours de la première année de végétation la racine principale et la tige se renflent beaucoup (fig. 49) et emmagasinent dans leurs cellules parenchymateuses une grande quantité de sucre, constitué presque uniquement par du saccharose, et dont l'origine se trouve dans l'activité chlorophyllienne présentée par les feuilles, la teneur des tubercules de Betterave en saccharose peut atteindre 18 % de substance fraîche ou 90 % de substance sèche; la seconde année la tige qui est restée jusqu'alors très courte s'allonge pour donner naissance à l'appareil florifère et les graines se constituent aux dépens des réserves accumulées l'année précédente et des produits élaborés par les

nouvelles feuilles au cours de la deuxième année

Les limbes foliaires de la Betterave renferment à la fois de l'amidon, du saccharose ainsi que des sucres réducteurs, glucose et lévulose, comme pour la Capucine on peut considérer que l'amidon et le saccharose sont les produits de l'assimilation chlorophyllienne et que les sucres réducteurs en dérivent par dédoublement, le levulose étant d'ailleurs toujours en excès par rapport au glucose, parce que ce dernier, élément essentiel de la respiration, disparaît plus rapidement.

H COLIN donne pour les sucres du limbe foliaire de la Betterave, analyse à 5 heures du soir, la composition moyenne qui suit, rapportée à 100 grammes de substance fraîche.

Amidon	0,20	} 1,38
Saccharose	0,21	
Sucres réducteurs	1,17	

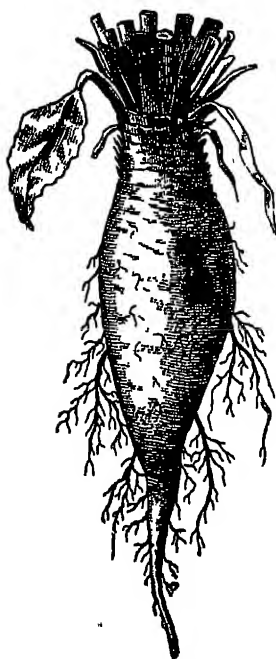


Fig 49 — Tubercule de Betterave

le rapport du sucre réducteur ou saccharose est

ainsi de 5,57, le rapport de glucose au lévulose étant lui-même de l'ordre de 0,7

De son côté le tubercule contient presque uniquement du saccharose, sans que cependant le réducteur fasse complètement défaut, le rapport du réducteur au saccharose est ici souvent voisin de 0,03, soit pour 100 grammes de substance fraîche 0^{gr}36 de réducteur et 12 grammes de saccharose, ce rapport est du reste variable avec les races et plus considérable pour les souches jeunes

Il existe donc une très grande différence dans la composition des sucres considérée dans le limbe et dans le tubercule, et la question s'est posée de savoir comment s'effectuait l'accumulation du saccharose dans la souche aux dépens des produits de l'assimilation chlorophyllienne A GIRARD en montrant que les feuilles de la Betterave, exposées à la lumière, se chargent de saccharose, est venu ruiner l'opinion d'après laquelle le saccharose qu'on trouve dans la feuille provient de la souche, il a été conduit à admettre que c'est le saccharose élaboré par la feuille qui est emmagasiné tel quel par le tubercule, alors que le réducteur reste en quantité sensiblement constante dans le limbe En fait si le saccharose augmente à la lumière dans la feuille, on le voit diminuer pendant la nuit, même lorsque celle-ci est détachée de la plante, il s'effectue donc une transformation du saccharose dans la feuille à l'obscurité, indépendamment de toute relation avec la souche et, si l'expérience dure suffisamment longtemps, le réducteur subit à son tour une diminution et tend à disparaître, on est amené à recon-

naître pour le saccharose de la feuille de Betterave deux phénomènes inverses, l'un de synthèse se produisant à la lumière, l'autre d'hydrolyse indépendant des conditions d'éclairement, on doit alors se demander si ce ne sont pas, au moins en partie, les sucres réducteurs qui émigrent vers le tubercule et s'y polymérisent sous forme de saccharose, c'est l'opinion de DE VRIES et de MAQUENNE, à laquelle H COLIN vient d'apporter de nouveaux arguments

L'intermédiaire morphologique existant entre le limbe et la souche est constitué par le pétiole, on peut considérer cet organe comme jouant avant tout un rôle de conduction, car il présente peu de chlorophylle, or, comparons la composition en sucres solubles du limbe, du sommet et de la base du pétiole, enfin de la souche, on a des nombres qui donnent pour le rapport du saccharose au réducteur des valeurs de l'ordre de celles que je transcris ci dessous

Limbe		0,50
Pétiole	{ sommet	0,15
	{ base	0,13
Tubercule		33

D'une manière générale le rapport du saccharose au réducteur va en diminuant du limbe au collet et dans cette dernière région le mélange des sucres solubles est surtout constitué par des sucres réducteurs, à moins d'admettre pour les cellules du collet des propriétés électives spéciales de perméabilité en ce qui concerne les différentes espèces de sucres on est amené à admettre que ce qui s'accu-

mule dans la souche est un mélange de saccharose non modifié et de reducteur qui doit se polymériser avant d'être emmagasiné par le pivot



Fig 50 — Tubercules de Pomme de terre développés sur une jeune plante provenant de semis

Ce qui est particulièrement remarquable dans le cas de la Betterave c'est le fait que la composition

vante pour donner naissance à une nouvelle plante. Or considérons un pied de Topinambour au mois d'août lorsque la tige a presque atteint sa taille défi-



Fig. 51 — Tubercule de Topinambour

nitive et que le tubercule mère s'est complètement vidé, les feuilles contiennent une grande quantité d'amidon, de sucres réducteurs et un peu de sac-

charose, jamais il ne s'y rencontre trace d'inuline, non plus que dans le pétiole, le pouvoir rotatoire du jus des feuilles est toujours positif

Dans les tubercules au contraire on observe qu'une petite quantité de réducteur et de saccharose, et les différentes inulines y existent en grande abondance, TANRET a dose dans 1 litre de jus obtenu à partir de tubercules ayant passé l'hiver, les quantités suivantes de sucres

Inuline	52 ^{gr}
Pseudoinuline	0,6
Inulénine	24
Hélianthénine	14,4
Synanthrine	122
Saccharose	30
Réducteur	9
TOTAL	252 ^{gr}

Mais l'inuline n'apparaît pas exclusivement dans le tubercule, si on soumet le suc de la tige à l'examen polarimétrique, on constate qu'il présente tout d'abord un pouvoir rotatoire positif décroissant du sommet vers le milieu de la plante, et un pouvoir rotatoire négatif vers la base, plus tard ce pouvoir est négatif à toutes les hauteurs et l'analyse chimique permet de se rendre compte que c'est à la formation de l'inuline qu'est due cette variation, ce sont donc des principes dextrogyres qui servent à l'élaboration des substances lévogyres que sont les inulines. Au fur et à mesure qu'on s'éloigne des feuilles pour se rapprocher des tubercules, on voit que le rapport de l'inuline au sucre total augmente constamment, ainsi que l'a établi H. COLIN

ORGANES	QUANTITÉS DE SUCRES POUR 100 DE SUBSTANCE FRAICHE				RAPPORT DE L'INULINE AU SUCRE TOTAL
	Amidon	Saccharose	Réducteur	Inuline	
Parenchyme foliaire. .	1,84	0,20	0,09	0	0
Nervure médiane	0,93	0,09	0,31	0	0
Pétiole	0,50	0,14	0,24	0	0
Tige {		Sommet	0,22	0,54	0,15
		Milieu	0,19	0,10	0,74
		Base	0,40	0,08	1,86
Racine pivotante	0	0,57	0,09	4,39	0,75
Stolons	0	0,75	0,07	6,57	0,82
Petits tubercules .	0	0,85	0,07	7,42	0,81
Gros tubercules	0	0,54	0,06	6,31	0,85

On ne peut donc rien conclure de la connaissance des hydrates de carbone contenus dans la feuille à la nature des réserves sucrées de la plante correspondante et les recherches de H COLIN sur d'autres végétaux à inuline montrent également cette indépendance; les faits concernant à cet égard le Dahlia, l'Aunée, la Chicorée ne se distinguent de ceux que nous venons de rapporter que par des variations de détail.

Les feuilles de Dahlia ne présentent, pas plus que celles de Topinambour, trace d'inuline et ce produit fait également défaut dans la tige qui est pauvre en sucres, ce n'est que dans les tubercules, qui sont ici formés à partir de racines adventives (fig 52), que s'effectue la condensation des sucres à l'état de lévulosanes, mais c'est encore aux dépens de substances dextrogyres que se constitue la réserve

hydrocarbonée L'Aunée se comporte de même en ce qui concerne l'accumulation de l'inuline qui a lieu dans la racine

Chez la Chicorée il existe une racine pivotante

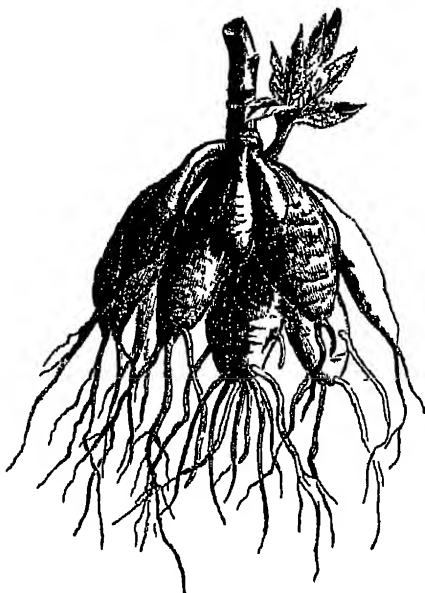


Fig 52 — Racines adventives tubérisées du Dahlia
(réserve d'inuline)

riche en inuline et les feuilles sont radicales, communiquant par conséquent très directement avec la souche, un travail de von GRAFE et VOUK amenait à penser que la plante en question se comporte d'une manière différente des précédentes et qu'il se for-

mait de l'inuline dans la feuille, reprenant la question H. COLIN a montré qu'il n'en était rien; encore le limbe élabore des sucres dont l'ensemble présente un pouvoir rotatoire positif et qui émigrent dans le pétiole sous forme d'hexoses, ce n'est qu'au collet que brusquement on se trouve en présence d'inuline, comme cela se produit dans la Betterave pour le saccharose. Mais, alors que pour cette dernière plante une partie du saccharose du pivot peut être considéré comme provenant du saccharose qui subsiste sans modification jusqu'à la base du pétiole, la réserve tout entière de la racine de la Chicorée provient d'un phénomène de polymérisation.

Quel est le mécanisme de cette condensation de sucres dans les organes de réserve? On l'ignore mais nous verrons ailleurs, à propos des actions diastasiques, de quelle sorte de faits se rapprochent ceux que nous venons de considérer. Quoi qu'il en soit, la polymérisation des sucres à l'intérieur d'un organe de réserve a comme conséquence d'augmenter la quantité de substance qui peut s'accumuler dans un volume donné de l'organe considéré sans augmenter la pression osmotique, MAQUENNE a constaté que celle-ci est sensiblement égale pour une cellule du limbe de Betterave et pour une cellule de parenchyme du tubercule, mais alors que pour la feuille la pression correspond à un mélange de saccharose et de réducteur, elle est produite dans le pivot uniquement par le saccharose, c'est-à-dire par une substance de poids moléculaire sensiblement double de celui du réducteur, une molécule de saccharose n'exerce donc qu'une pres

sion a peu près deux fois plus faible que celle qui correspond aux deux molécules de réducteur qui lui ont donné naissance. Il est clair que l'accumulation des substances sucrées peut être encore plus considérable quand il se constitue une réserve solide telle que l'amidon qui n'exerce plus aucune pression osmotique.

5 Autres exemples de tubercules

Il existe un très grand nombre de plantes supérieures présentant des tubercules, qui ne diffèrent de ceux que nous venons de considérer que par la nature des réserves qui s'y accumulent, citons en seulement quelques exemples

LECLERC DU SABLON a étudié les modifications qui interviennent dans la composition des substances hydrocarbonées du tubercule de Colchique, il s'agit ici d'un tubercule caulinaire bisannuel qui se constitue pendant l'automne, l'hiver et le printemps suivant, pour passer à l'état de vie ralentie durant l'été, c'est pendant l'automne suivant, l'hiver et le printemps de la seconde année qu'il est utilisé pour la formation des fleurs et des fruits

Les feuilles de Colchique, qui n'existent que pendant l'hiver et le printemps cèdent au tubercule du saccharose et celui-ci se condense sous forme d'amidon; l'analyse effectuée à divers stades du développement du tubercule donnent les compositions suivantes pour les différentes catégories de sucres,

	Réducteur	Saccharose	Dextrine	Amidon
	—	—	—	—
14 mars	2	24	7	45
31 mai	1	2	5	57
5 juillet	0,3	1	2	68

Il n'y a donc presque plus que de l'amidon au mois de juillet dans le tubercule de Colchique, les autres substances, sucres réducteurs, saccharose, dextrine, s'étant toutes polymerisées.

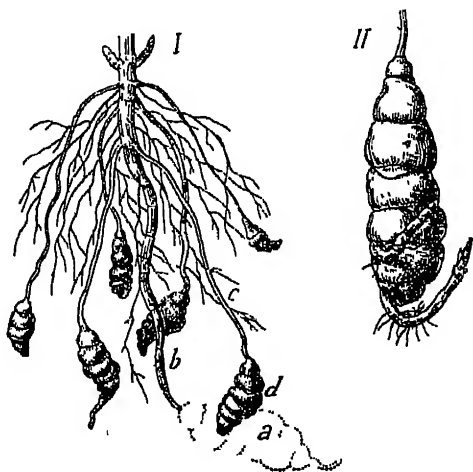


Fig 53. — Crosne du Japon (*Stachys tuberifera*) présentant des tiges souterraines renflées en tubercules

Dans la Carotte les tubercules constitués par la racine principale très renflée présentent à la fois de l'amidon, du saccharose et des sucres réducteurs, ceux du Crosne (*Stachys tuberifera*) (fig. 53), constitués par une sorte de chapelet correspondant à une

série d'entre nœuds très renflés, ne contiennent pas d'amidon, mais du starchose, tétrasaccharide, et une galactane. Dans les tubercules d'Orchidées (fig. 54) c'est un mélange d'amidon et de mucilage (salep) qu'on observe, ce sont d'ailleurs des cellules différentes qui contiennent ces deux sortes de réserves. Dans les énormes racines tubérisées du *Manihot utilisima* il existe des quantités importantes de fécule utilisée pour la préparation du manioc et du tapioca. De même les tubercules de l'*Ipomœa Batatas* et du *Dioscœrea Batatas* (fig. 55) contiennent jusqu'à 15 % d'amidon.

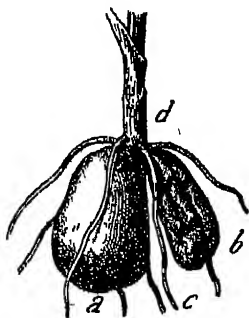


Fig. 54 — Tubercules d'*Orchis*, a, tubercule de formation récente, b, tubercule flétri dont les réserves ont été utilisées pour le développement de la plante de l'année.

6 Bulbes

Il n'est pas que les tiges et les racines qui soient susceptibles d'accumuler des réserves en quantité importante. les feuilles peuvent également remplir cette fonction et la chose est particulièrement frappante dans le cas des bulbes, constitués par une série de feuilles modifiées, emboîtées les unes dans les autres et devenant charnues (fig. 56), les bulbes sont surtout fréquents dans la famille des Liliacées.

où ils constituent l'organe de reproduction végétative.

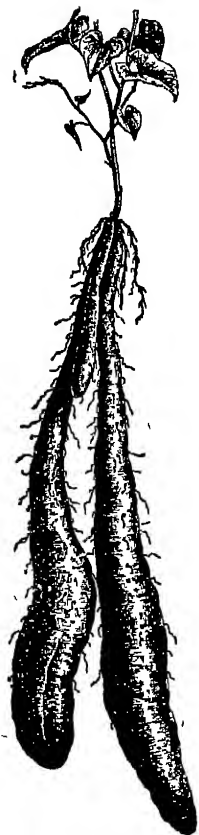


Fig 55 — Tubercules de *Dioscorea Batatas*.

Si on considère par exemple le bulbe d'Oignon (*Allium Cepa*) au cours de sa formation, on constate que les sucres réduits y sont d'abord prédominants, puis que le saccharose augmente plus rapidement et représente au mois de septembre, époque à laquelle le bulbe passe à l'état de vie latente, les $\frac{2}{3}$ du sucre total des teneurs, rapportées à 100 de substance sèche, sont e



Fig 56 — Bulbe de Lis coupé longitudinalement,

effet les suivantes à trois époques successives du développement (LECLERC DU SABLON)

	Sucres réducteurs	Sucres non réducteurs
6 juin	8	2
10 août	24	8
10 septembre	10	21

Ici encore, c'est donc sous forme de réducteur que les sucres arrivent au bulbe, puis il s'opère une transformation amenant la formation de saccharose

Dans d'autres bulbes, tels que celui de Jacinthe, il s'adjoint aux sucres solubles précédents des dextrines et de l'amidon

	Réducteur	Saccharose	Dextrine	Amidon
18 janvier	4	11	18	5
27 mars	3	10	22	16
27 mai	0,8	1	26	29

Au moment où le bulbe entre en vie ralentie, la majeure partie des réserves est constituée par un mélange de dextrine et d'amidon, il se passe quelque chose de semblable à ce que nous avons vu se produire dans le tubercule de Colchique, avec cette différence qu'une bonne partie des dextrines n'aboutit pas à la formation d'amidon, tous les degrés de condensation des sucres s'observent ainsi dans l'ensemble des organes de réserve. Dans plusieurs bulbes, tels que ceux du Lis, les réserves sucrées sont formées par de l'amidon et des mannanes

7 Organes végétatifs de réserve moins différenciés

Toutes les réserves que nous venons de citer correspondent à des organes nettement différenciés au point de vue morphologique ; il s'agit d'une tubérisation intense et nettement localisée. La transformation n'est pas toujours aussi tranchée. C'est ainsi que beaucoup de tiges souterraines contiennent des réserves hydrocarbonées et s'épaississent, mais d'une manière constante, il s'agit des *rhizomes* qui se comportent physiologiquement d'une façon tout à fait comparable aux tubercules et aux bulbes, dans le Sceau de Salomon (fig. 5). Chez l'iris, les Gentianes, les rhizomes sont assez épaissis, mais chez certaines espèces telles que le Chiendent (*Agropyrum repens*), ils ne sont pas sensiblement plus gros que les tiges aériennes, et ils ne se distinguent plus guère de celles-ci que par le fait qu'ils sont pérennents et assurent la reprise de la végétation au sortir de l'hiver.

Les réserves sucrées des rhizomes sont les mêmes que celles qu'on observe dans les tubercules et bulbes, certains de ces organes fournissent la fécule en assez grande quantité et sont de ce fait utilisés par l'homme, c'est le cas du rhizome de *Maranta arundinacea* qui donne l'*arrow-root*. Le saccharose est également fréquent dans les rhizomes, ainsi que les galactanes (Gentiane), le rhizome de Chiendent contient de la mannite.

Mais il n'est pas nécessaire que la tige prenne des caractères morphologiques spéciaux, ni même

qu'elle passe à l'état de vie ralentie pendant l'hiver pour contenir des réserves, toutes les plantes annuelles emmagasinent des substances sucrées pendant la première période de leur développement

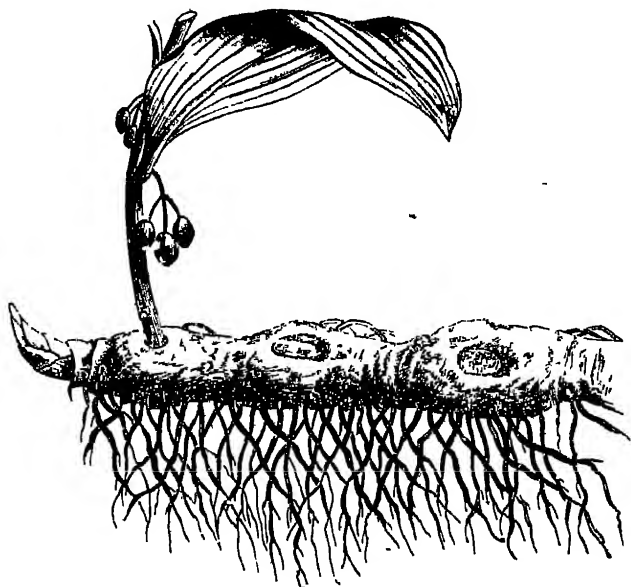


Fig 57. — Tige souterraine (rhizôme) du Sceau de Salomon
(*Polygonatum*)

pour les utiliser au moment de la floraison et de la fructification, seule l'intensité du phénomène varie, il est particulièrement accentué dans la Canne à sucre, le Sorgho, le Mais, dont les tiges accumulent du saccharose dans tout le parenchyme de leurs entre nœuds, c'est surtout dans la région située en

dessous de la zone de croissance que la teneur en saccharose est considérable, plus haut la proportion des sucres réducteurs est plus importante

Les arbres contiennent également des réserves sucrées dans leur tige sans que celle-ci offre la moindre différenciation morphologique, c'est ainsi que la tige du Sagoutier (Palmier) a une moelle très riche en une réserve amylacée (Sagou) LECLERC DU SABLON a étudié les réserves sucrées qui se constituent de même périodiquement dans les tiges et racines des arbres de nos régions et principalement dans le bois jeune, il s'agit d'amidon, dont on peut mettre en évidence l'existence dans les cellules parenchymateuses, de sucres solubles et aussi de cellulose facilement attaquable, qui existe en proportions très variables aux différentes saisons. En traitant les échantillons par l'alcool à 90° on extrait les sucres solubles, l'amidon, les dextrines et la cellulose faiblement condensée sont évaluées par la quantité de glucose provenant d'un traitement à l'acide chlorhydrique à 10 % à l'ébullition pendant une heure

Si on s'adresse à un arbre à feuilles caduques, tel que le Châtaignier, on constate que l'ensemble de substances hydrocarbonées suit la même marche dans la racine et dans la tige, à partir du mois de mai, où on observe un minimum, le poids des sucres augmente d'une manière continue jusqu'en octobre, époque à partir de laquelle on assiste à une diminution de réserves, on passe par exemple pour la racine de 20 % de matière sèche au

20 mai à 29 % au 19 octobre, c'est à dire au moment de la chute des feuilles

Les sucres solubles ne forment jamais qu'une faible portion des substances sucrées contenues dans l'axe des arbres, ils n'arrivent pas à dépasser le vingtième des hydrates de carbone totaux et les variations portent surtout sur les polysaccharides insolubles, LECLENC DU SABLON n'a pas fait le départ dans ses analyses entre l'amidon et les celluloses, et il a fait appel à des observations microscopiques portant sur les variations de l'amidon dans le bois, or, si l'augmentation de l'amidon pendant l'été suit une marche parallèle à l'accumulation de l'ensemble des substances sucrées, il semble bien que sa disparition soit beaucoup plus rapide pendant l'hiver que celle des réserves sucrées totales, l'auteur est ainsi amené à penser que, pendant la saison froide, l'amidon forme de la cellulose de réserve

Pour les arbres à feuilles persistantes, tels que le Chêne vert, il existe également une accumulation de sucres dans la tige et la racine, cette dernière contient par exemple 15,5 % de sucre total le 16 août, alors que la teneur devient égale à 40 % le 15 mai; des variations analogues, mais plus faibles, existent pour la tige. Mais ici c'est surtout pendant l'hiver que s'effectue la mise en réserve, et cette différence tient à ce que la fonction chlorophyllienne continue à se produire pendant la saison froide, alors que la croissance est arrêtée et que, par suite, la consommation des sucres est très ralentie.

La formation des réserves dans le tronc ou d'un rameau d'un arbre au cours d'une saison est importante pour le sort ultérieur des organes seront produits par ce tronc ou ce rameau, si nous revenons à une plante à feuilles caduques, la Vigne par exemple, la pratique montre que les conditions qui ont présidé à la croissance d'un sarment ont retentissement sur la manière dont celui-ci se comporte ultérieurement au point de vue de son rendement en raisin, il faut, pour que ce rende-

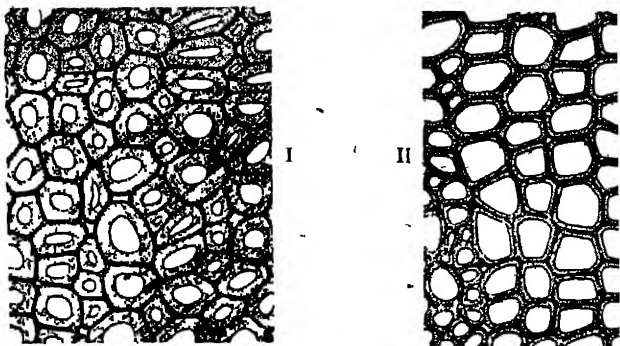


Fig. 58 — Sarments de Vigne bien aoûtés (I) et mal aoûtés (II)

ment soit aussi bon que possible, que la tige soit bien *aoûtée*, c'est à dire qu'elle ait emmagasiné le plus de réserves possible. La qualité de l'aoûtement correspond à des caractères histologiques faciles à reconnaître ; mieux le sarment est aoûté, plus il contient d'amidon et plus les membranes cellulaires sont épaisses (fig 58).

Les feuilles caduques, elles aussi, se comporte

comme des organes de réserve de durée appréciable, pendant la première partie de leur vie, du printemps à la fin de l'été, elles fabriquent chaque jour plus de substances sucrées qu'elles n'en fournissent aux autres membres de la plante, et le surplus est emmagasiné sous forme de sucres réducteurs ou polysaccharides tels que l'amidon MICHEL-DURAND a donné, pour les feuilles de Bouleau, les nombres suivants (g) rapportés à 1 000 feuilles récoltées au début de mai ou de septembre

	SUCRES SOLUBLES RÉDUCTEURS	SUCRES SOLUBLES non réducteurs	DEXTRINES	AMIDON	Hémicelluloses	TOTAL
Mai	1,810	0,830	1,276	0,290	1,649	5,855
Septembre	3,600	1,310	3,026	0,398	1,800	10,134

Les différentes catégories de sucres ont toutes augmenté d'une manière absolue, mais, alors que 1 000 feuilles cueillies au mois de mai représentent 44^{es}875 de substance sèche, le même nombre de feuilles contient 95^{es}900 de matière sèche au mois de septembre, les sucres ont donc augmenté sensiblement dans le même rapport que la substance sèche totale

Il se produit un phénomène analogue pour les feuilles persistantes, telles que celles de Laurier-Cerise, qui s'enrichissent en sucres de mars à juillet, pour s'appauvrir ensuite par le fait d'une migration s'effectuant vers les tiges, les racines et les fruits

Ces variations saisonnières de la teneur de différents organes d'une plante en substance hydrocarbonées se retrouvent chez les végétaux inférieurs chlorophylliens tels que les Algues, elles y sont seulement moins bien connues, il nous suffira, pour en donner une idée, de rapporter les faits que LAPICQUE vient de mettre en évidence pour le thalle du *Laminaria flexicaulis*, cette Algue brune accumule une grande quantité de sucres (laminarine et mannite) au cours de la belle saison, je transcris les chiffres donnés par l'auteur et qui renseignent sur la teneur en hydrates de carbone du $\frac{1}{3}$ moyen de la lame foliacée de *Laminaria* et, en même temps, sur la teneur en cendres provenant des substances solubles ou insolubles dans l'eau bouillante (les indications correspondront à 100 de matière sèche)

	HYDRATES DE CARBONE	CENDRES	
		solubles	insolubles
Equinoxe de Printemps	1,1	28,2	7,5
Fin Mai	5	20,1	6,4
Solstice d'Été	8,9	15,8	6,3
Août-Septembre	33,9	13,4	4,6

On voit que l'accumulation des sucres correspond à un appauvrissement en sels et particulièrement en sels issus de substances solubles, LAPICQUE pense qu'on se trouve en présence d'un remplacement isotonique, destiné à maintenir l'équilibre osmotique des tissus de l'Algue

8. Graines

En outre des réserves qui assurent la continuation de l'existence de l'individu qui les a produites, il s'en constitue dont le rôle est de nourrir les jeunes plantes issues de la précédente par voie de reproduction sexuée, c'est dans la graine que se trouvent de telles réserves. On sait que l'ovule dont dérive la graine est constitué, en dedans de ses teguments, par un massif parenchymateux, le *nucelle*, comprenant une cellule spéciale, le *sac embryonnaire*, dans lequel se constituent en particulier l'*oosphère* et le *noyau de l'albumen*, après la fécondation l'oosphère donne naissance à l'*embryon*, le noyau de l'albumen a un tissu non différencié, l'*albumen*, c'est dans ce dernier que s'accumule une réserve comprenant en particulier des substances sucrées, lorsque la graine a atteint son complet développement les substances de réserve se trouvent entièrement dans l'albumen qui les a emmagasinées (graines à albumen, Blé, Riz) (fig 59) ou bien elles ont été utilisées par l'embryon et ont reconstitué dans les premières feuilles de celui-ci (*cotylédons*) une nouvelle réserve, l'albumen peut ainsi avoir disparu complètement (graines sans albumen), dans la graine mûre ou seulement partiellement et, dans ce second cas, les matières de réserves sont contenues partie dans l'albumen partie dans les cotylédons de la plantule (Févier), enfin dans quelques espèces végétales des réserves se constituent dans le nucelle, ordinairement résorbe, qui devient ainsi le *perisperme*, le péris-

perme peut être alors le seul tissu de réserve (Cannées) ou il peut coexister avec un albumen (Nymphéacées, Pipéracées, Zingibéracées) (fig.

Tout ce qui précède s'applique uniquement aux Angiospermes, chez les Gymnospermes la réserve

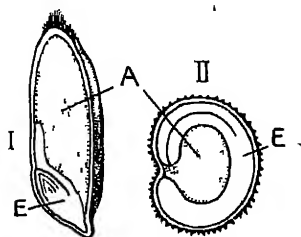


Fig. 59. — Grain de Blé (I) et grain de Nielle (II) coupés, laissant voir l'embryon E et l'albumen A.

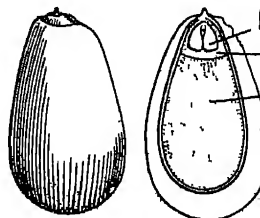


Fig. 60 — Graine de Nénuphar entière et coupée en long. On voit l'embryon E, l'albumen A et le péricarpe P.

des graines se forme dans un tissu appelé l'*endosperme* qui est l'équivalent physiologique de l'albumen mais dont la signification morphologique est toute différente.

Quelle que soit l'origine morphologique des tissus de réserve de la graine, elle est indépendante de la nature chimique des substances emmagasinées. Il est digne de remarquer à cet égard que les réserves qui se trouvent dans le péricarpe et l'albumen d'une même graine sont de nature différente, alors que le péricarpe est amyloacé, l'albumen est oléagineux. Les sucres qu'on rencontre dans les graines peuvent être du saccharose, des dextrines, de l'amidon et assez fréquemment au

des polysaccharides constituant la membrane des cellules.

Le saccharose est très répandu dans les graines, il en existe 3 % de substance sèche dans les Amandes douces, 3,3 dans la Pistache, 1,4 dans la Courge; le raffinose se rencontre dans la graine du Cotonnier et dans les semences de Céréales; l'amidon est la forme la plus fréquente et la plus abondante de réserve hydrocarbonée, les grains de Maïs en renfermant 85 % quant aux celluloses de réserve (mannanes, galactanes) elles sont abondantes dans certaines Légumineuses (*Ceratonia Siliqua*, *Gleditschia triacanthos*) ainsi que dans les Graminées, Palmiers, Liliacées, Rubiacées, Oléacées, où la membrane est épaissie tantôt d'une manière homogène, tantôt de façon irrégulière.

La marche de la mise en réserve des sucres dans les graines est d'ailleurs absolument comparable à ce que nous avons vu se passer pour les tubercules, les sucres arrivent dans un état relativement simple, sucres réducteurs et disaccharides, et se condensent peu à peu en polysaccharides, les nombres suivants qui se rapportent à 100 de substance sèche de grains de Maïs aux différentes stades du développement en donnent une idée suffisante

	RÉDUCTEUR	Saccharose	AMIDON
Immédiatement après la floraison	13,6	12,5	27,9
Grains farineux	6,1	8,6	48,8
Grains jaunissants	2,7	8,8	54,2
Grains mûrs	0	0,03	64,2

Les végétaux inférieurs présentent des réserves sucrées semblables à celles des graines dans toutes leurs cellules ou organes de reproduction sexuée ou de multiplication végétative (œufs, conidies, sclerotes), nous contenterions d'en signaler l'existence

9 Fruits

Il est encore un organe des végétaux supérieurs dans lequel il se produit fréquemment une accumulation de substances sucrées et qui pour cette raison est alimentaire, il s'agit du fruit; il est incontestable que la Pêche, la Cerise, le Raisin sont des réservoirs d'hydrates de carbone; mais la signification physiologique de ces substances n'est pas aussi claire que pour les cas précédents au point de vue de l'économie de la plante, les sucres qui se trouvent dans un tubercule ou dans une graine sont utilisés dans la suite pour le développement de nouveaux tissus; il s'agit incontestablement d'une réserve, il ne paraît pas en être de même pour le fruit, lorsqu'une cerise est mûre, c'est à dire lorsqu'elle contient le maximum de sucre, son péricarpe n'a plus de rôle à jouer dans la vie de la plante, et si le fruit a pu fournir des substances à la graine en voie de formation, il n'en est plus de même lorsque la graine est complètement constituée, le fruit contient donc un excès de matériaux nutritifs qui paraît perdu pour la plante

Cette remarque nécessaire étant faite on constate d'ailleurs que les substances sucrées contenues dans les fruits charnus sont les mêmes que celles

que nous avons observées pour les organes de reserve proprement dits Il s'agit encore de sucres reducteurs, glucose et lévulose, de saccharose, d'amidon et pour certains fruits de mannite (Olive, Cafe), de sorbite (Laurier Cerise, Sorbier); la Pomme peut contenir jusqu'à 48 de sucre pour 100 de substance sèche, la Cerise 51 %, le Raisin 66 %, l'Abricot 25 %.

Les nombres suivants qui se rapportent aux fruits du *Prunus Avium* donnent une idée de l'augmentation des sucres aux différents stades de développement, ils sont rapportés à 100 de substance fraîche

	SUBSTANCE SÈCHE	SUCRES
15 Mai (fruits verts)	11,12	2,93
21 Mai —	16,27	3,13
28 Mai (fruits se colorant)	17,87	4,42
10 Juin (fruits voisins de leur maturité)	16,35	9,12
19 Juin (fruits mûrs)	18,78	10,26

Mais, au point de vue des rapports qui existent entre les diverses catégories de sucres contenus dans les fruits charnus, il y a lieu de distinguer deux périodes très différentes dans l'évolution de ceux-ci, la période de formation et celle de maturation; dans la première ce sont les sucres les plus condensés qui predominent, dans la seconde au contraire, qui correspond à la période d'utilisation des réserves pour les tubercules, les bulbes, les graines, ce sont les sucres simples qui sont en plus

grande quantité, le fait est particulièrement frappant pour les bananes, comme le montrent les nombres ci-dessous, rapportés à 100 de matière sèche

	SUCRES SOLUBLES		DEXTRINES	AMIDON	TOTAL
	réducteurs	non réducteurs			
Fruits non mûrs.	0,08	0,15	0,5	13,99	16,93
Fruits mûrs	4,21	5,82	3,43	0,71	14,92

Le phénomène de la maturation des fruits présente d'ailleurs de nombreuses particularités dont l'étude trouvera place ailleurs.

10 Réserves spéciales

Toutes les réserves précédemment envisagées, exception faite pour celles des fruits, ont un caractère très général; il s'agit d'un emmagasinement de matériaux qui seront utilisées pour le développement ultérieur de l'ensemble du végétal; mais il peut se constituer des réserves beaucoup plus localisées et n'intéressant qu'un organe détermine ou même qu'une seule cellule.

C'est ainsi que des sucres s'accumulent dans les *bougeons* qui peuvent être considérés à ce point de vue comme des sortes de bulbes, sans présenter d'ailleurs le caractère charnu de ceux-ci. De même les *grains de pollen*, qui germent ordinairement presque aussitôt après avoir été formés, contiennent aussi des sucres en grande abondance, le pollen du

Noisetier possède 14,7 de saccharose et 5,26 d'amidon pour 100 de substance fraîche. On peut également considérer comme une réserve pour les grains de pollen les épaisissements cellulodiques qu'ils présentent dans la partie interne de leur membrane (l'intine) au niveau de pores ménagés dans la partie externe cutinisée (exine), ces bourrelets de cellulose sont en effet employés, au moment de la formation du tube pollinique pour contribuer à la constitution de la membrane de celui-ci.

Nous avons parlé ailleurs, à propos du phénomène de sudation, des organes connus sous le nom de *nectaires* et qu'on rencontre le plus souvent dans la fleur, mais aussi sur certaines feuilles (nectaires extra-floraux); nous ne reviendrons pas sur la sécrétion sucrée qu'ils présentent; mais il faut remarquer que, constitués par un parenchyme très riche en sucres, ils se trouvent toujours au voisinage d'organes en voie de croissance active et qu'ils disparaissent au cours du développement de ceux-ci. Considérons par exemple les nectaires du pétiole de la feuille du Cerisier, lorsque la feuille est très jeune les nectaires sont très gros et très chargés de sucres, au fur et à mesure que la feuille grandit on assiste à la transformation graduelle du parenchyme des nectaires en un tissu ordinaire qui cesse d'être sécréteur, il en est de même des nectaires floraux après la fécondation, il semble donc bien que les sucres ainsi accumulés ont contribué à la croissance rapide de la feuille dans le premier cas, des organes floraux dans le second. les nectaires se sont comportés comme une réserve locale

CHAPITRE IV

GLUCOSIDES, TANNINS, ACIDES ORGANIQUES

A. GLUCOSIDES

Aux sucres se rattache toute une série de substances neutres ou faiblement acides, azotées ou non, qui s'hydratent sous l'action de solutions étendues d'acides et se dédoublent en un sucre qui est très généralement du glucose, mais peut aussi être constitué par du rhamnose, du galactose, par de l'arabinose ou du xylose, et en un ou plusieurs corps variés, qui n'ont plus la nature de sucre, mais sont souvent constitués par un alcool ou un phénol, les glucosides sont des éthers du glucose ou d'un sucre analogue. Ils sont à cet égard tout à fait comparables aux disaccharides, le saccharose peut être en effet considéré comme un glucoside du lévulose, la différence d'avec les substances auxquelles on réserve le nom de glucosides est que les deux restes appartiennent à des sucres, le terme de glucoside, on le voit, présente des inconvénients puisqu'il est restrictif par rapport à sa signification chimique et qu'il est appliqué d'autre part à des substances qui

derivent d'autres sucres que le glucose et qui devraient par conséquent être dénommées rhamnosides, galactosides, etc

Les glucosides sont très nombreux chez les végétaux, ils sont dissous dans le suc cellulaire et se trouvent souvent localisés dans des cellules spéciales, il n'existe pas pour eux de réactions générales et on les reconnaît isolément par les réactions de leurs constituants.

On extrait les glucosides par l'eau ou l'alcool, en ayant soin de détruire au préalable par la chaleur les ferments qui les accompagnent, sans quoi les substances en question seraient transformées au cours des opérations. Ce sont des substances qu'on peut souvent obtenir à l'état cristallisé, elles sont ordinairement incolores, présentent une saveur amère et sont douées d'un pouvoir rotatoire gauche.

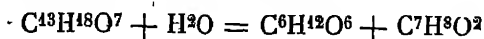
Nous ne considérerons parmi ces substances que celles qui ne contiennent pas d'azote, nous retrouverons les autres lors de l'étude du cycle de l'azote chez les végétaux.

Chimiquement les glucosides peuvent se classer d'après la nature des substances qui apparaissent à l'hydrolyse en même temps que le sucre; il peut s'agir d'alcools, de phénols, d'aldéhydes, d'acides, de dérivés de l'oxycoumarine, de l'oxyanthraquinone, des flavones, etc.

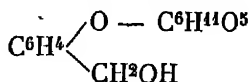
1. Glucosides d'alcools

Le type en est la salicine qui existe dans la tige et la feuille des différentes espèces de Saules, de Peupliers et dans les fleurs de *Spiraea Ulmaria*;

c'est elle qui donne à ces organes leur saveur amère elle peut s'extraire facilement et être obtenue à l'état d'aiguilles cristallines incolores et brillantes elle se dédouble à chaud en glucose et saligénine en présence d'un acide à chaud.



La saligénine est un oxybenzylalcool de formule $C^6H^4 OH CH^2OH$, la constitution de la salicine peut donc être représentée par la formule



La localisation de ce glucoside a été établie par

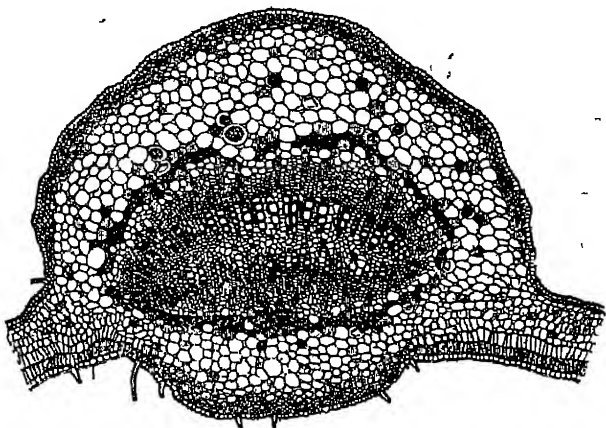


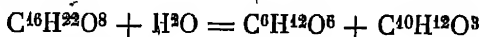
Fig 61 — [Localisation de la salicine dans une nervure foliaire
[de *Salix alba* (Goris),

Goris à l'aide de l'acide sulfurique concentré qui

donne naissance à une coloration rouge sang, c'est surtout dans les cellules sous-épidermiques (l'épiderme en est dépourvu), dans l'endoderme et les rayons médullaires que la salicine existe, la figure 61 donne une idée de cette répartition dans une nervure de la feuille de *Salix alba*

La populine donne également du glucose et de la saligénine, mais en outre de l'acide benzoïque

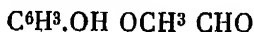
La conférine des tiges de Sapin et de Mélèze se dédouble de même en glucose et en alcool conférylique.



l'alcool conférylique est un alcool aromatique; sa formule peut s'écrire



par oxydation la conférine donne naissance à la vanilline, corps à fonction aldéhydique qu'on rencontre dans les gousses de la vanille, dans les fleurs de différentes Orchidées et dans plusieurs sortes de bois, la vanilline est l'aldéhyde méthylprotocatechique dont la formule est

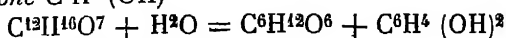


La syringine $C^{17}H^{24}O^9$, qu'on trouve dans l'écorce et les feuilles du Lilas, du Troëne et du Jasmin, appartient au même groupe de glucosides et correspond à la *syringénine* qui n'est autre chose que l'alcool méthoxyconférylique

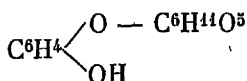
2. Glucosides de phénols

L'arbutine qu'on observe chez plusieurs espèces d'Ericacées et en particulier chez l'*Arbutus Uva*

Urtica, fournit à l'hydrolyse du glucose et de l'hydroquinone $C^6H^4(OH)^2$



sa constitution est donc



l'hydroquinone existe à l'état libre dans les feuilles de *Vaccinium* *Vitis Idææ*

L'hésperidine $C^{50}H^{60}O^{27}$ donne à l'hydrolyse deux molécules de glucose, une de rhamnose et une d'hésperétine, elle existe dans les fruits des diverses espèces du genre *Citrus*; insoluble dans l'alcool le glucoside peut se précipiter par l'action de ce reactif à l'intérieur des cellules et apparaître sous la forme de sphérocristaux

La phloridzine qu'on trouve dans l'écorce du Pommier et dans de nombreux fruits de Rosacées est constituée par du glucose et de la phlorétine qu'on retrouve dans le glucoside suivant et qui contient un noyau de phloroglucine.

La phloroglucine, triphenol, est assez répandue dans le règne végétal et a été signalée à l'état libre dans le protoplasme de diverses Algues, on la reconnaît par la coloration rouge qu'elle produit en présence d'une solution chlorhydrique de vanilline, et c'est à sa présence que les vaisseaux âgés doivent de se colorer par le précédent reactif.

La glycyphylline ne contient que du rhamnose comme sucre combiné à la phlorétine, elle se trouve dans les feuilles de *Smilax glycyphylla*

3. Glucosides d'aldéhydes

Ce groupe comprend surtout des glucosides azotes, mais parmi ceux qui sont dépourvus de l'élément en question nous pouvons citer un glucoside artificiel l'hélicine qui se dédouble en glucose et aldéhyde salicylique, et qui a pu être obtenu par l'oxydation de la salicine, la salicinigrine en est isomère et a été observée dans le *Salix discolor*

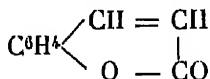
4 Glucosides d'acides

La gaulthérine du *Gaultheria procumbens* et d'autres espèces végétales est dérivée du glucose et de l'acide méthylsalicylique

L'essence de primevère est constituée par deux glucosides, la primevérine et la primulaverine qui sont tous deux des éthers méthyliques d'acides β méthoxyrésorcylique et méthaméthoxysalicylique (GONIS); le sucre fourni par l'hydrolysé de ces essences est le primevérose, biose particulier formé par l'union d'un hexose, le glucose, et d'un pentose, le xylose

5 Glucosides dérivés de la coumarine

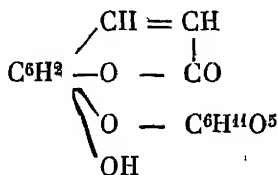
La coumarine qu'on rencontre dans l'*Asperula odorata*, l'*Anthorantherum odoratum* est une lactone de l'acide coumarique et a pour formule



elle donne naissance à des hydroxycoumarines,

esculétine, daphnéline, fraxinéline, qui forment avec le glucose les glucosides connus sous les noms d'esculine, de daphnine, de fraxine

D'après ce que nous venons de dire l'esculine $C^{15}H^{16}O^9$ du Maittonnier d'Inde, dont les solutions sont fluorescentes et qui s'obtient facilement à l'état cristallisé, a pour formule de constitution

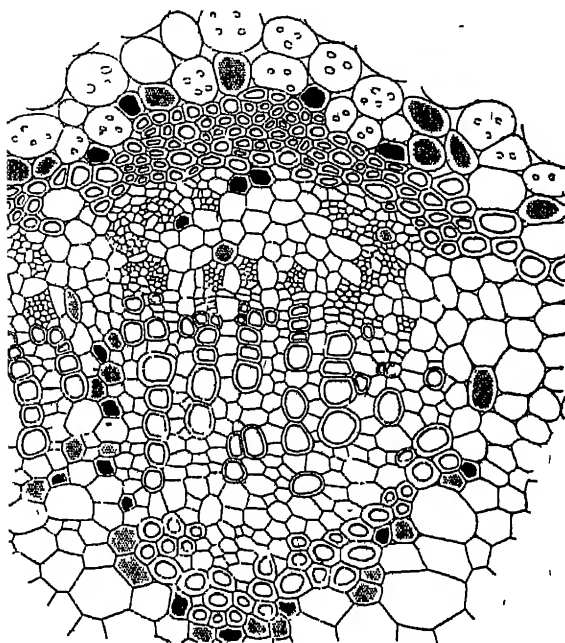


C'est un éther du glucose et d'une dioxycoumarine

GORIS a étudié la localisation de ce glucosidé dans les différents organes de l'*Æsculus Hippocastanum* et dans le *Pavia*, en se servant surtout de la réaction de SONNENSCHNEIN consistant à mettre les corps en contact avec de l'acide azotique concentré, dans lequel on a fait dissoudre un peu de fer, de manière à le charger de vapeurs nitreuses, puis avec de l'ammoniaque pure, les cellules contenant de l'esculine prennent une coloration rouge. Le glucoside existe dans tous les organes de la plante, sauf dans les cotylédons et la racine et apparaît abondamment surtout dans l'épiderme, l'endoderme et le parenchyme pérимédullaire de la racine, de la tige, de la feuille et des différentes pièces florales, la figure 62 donne une idée de cette répartition dans une nervure

Glucosides dérivés de l'oxyanthraquinone

Le groupe comprend différentes substances constituant la matière colorante rouge qu'on extrait des racines de la Gaïance (*Rubia tinctorum*), la culture

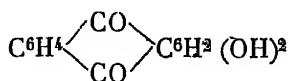


62. — Localisation de l'oscurine dans l'endoderme et la région périmédullaire d'un faisceau de Marronnier d'Inde (orris)

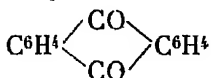
cette plante a été jadis très prospère à cause de son emploi dans la teinture, mais a été abandonnée

du jour où la synthèse de l'alizarine a été réalisée

L'alizarine

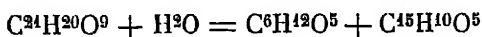


n'est autre chose que la dihydroxyanthraquinone de la pyrocatechine, l'anthraquinone correspondant à la formule :



Le plus important des glucosides contenus dans les racines de Garance, l'acide rubérythrique, contient deux molécules de glucose et une d'alizarine la purpurine, qui l'accompagne dérive d'une trihydroxyanthraquinone

La franguline, substance jaune de la tige de *Rhamnus cathartica* et du *R. Frangula*, se colore en jaune intense par la lessive de potasse et se dédouble en rhamnose et emodine suivant la formule

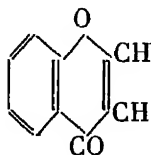


On sait que l'emodine est une trioxyméthylanthraquinone

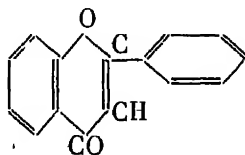
7. Glucosides flavoniques

De nombreux pigments solubles des végétaux consistent en glucosides dérivés des flavones, il s'agit de composés phenoliques qu'on peut caractériser par la présence dans leur molécule d'un noyau benzo-pyrone, c'est à dire d'un noyau benzé

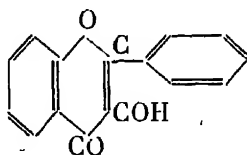
nique soudé à un noyau pyrone suivant le schéma



Le noyau pyrone à son tour est relié latéralement à un nouveau noyau phénol, la constitution des flavones et des flavonols peut se représenter par suite comme il suit



Flavone

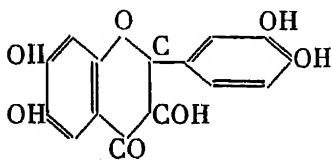


Flavonol

Les différentes substances de ce groupe ne diffèrent que par le nombre et la position des oxydryles, il s'agit de corps jaunes, cristallisant facilement, virant au jaune intense par les alcalis, au vert ou au brun par les sels de fer

Cette série de corps comprend l'apigénine du *Carum Petroselinum* et des fleurs de l'*Antirrhinum majus*; la chrysine du bois de différentes espèces Peupliers; la lutéoline du *Reseda luteola*, du *Genista tinctoria*; la quercétine de l'écorce de divers Chênes, la fisétine du *Rhus Cotinus*, l'hématoxyline du bois de Campêche (*Hematoxylon Campechianum*) etc

La quercétine par exemple a pour formule

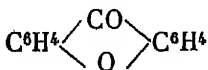


c'est un tétrahydroxyflavonol

Flavones et flavonols à leur tour se combinent avec des sucres pour former des glucosides ; c'est ainsi que la quercétine se combine au rhamnose pour aboutir au *quercitrin* ; cette substance se rencontre dans le Quercitron (*Quercus infectoria*), dans les baies du Nerprun, les bourgeons floraux du Caprier, le *Sophora*, le Thé, le Cachou.

De même la fustine du *Rhus Cotinus* est un glucoside constitué par la fisétine et le rhamnose ; l'apilne du Céleri dérive de la même manière de l'apigénine et d'un tétrose, l'apiose.

Contentons-nous de signaler l'existence d'autres substances colorantes jaunes, appartenant au groupe des *xanthones*, qui sont des diphénopyrène



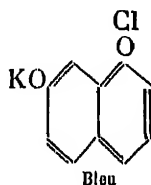
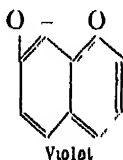
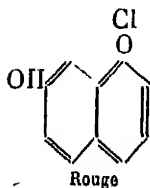
et qui peuvent aboutir à la formation de glucosides

8 Glucosides anthocyaniques

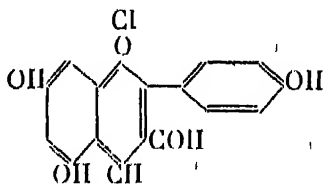
Les pigments rouges, violets et bleus que nous avons déjà envisagés sous le nom de pigments anthocyaniques quand il s'est agi de leurs rapports possibles avec le phénomène chlorophyllien, ne sont autre chose eux aussi que des glucosides et

se trouvent étroitement apparentés aux précédents

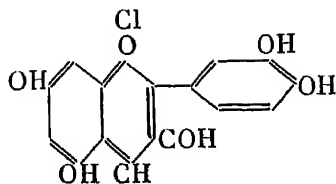
WILSTÄETIER rapporte toutes ces substances colorantes à un noyau dérivé du benzopyrone, mais dans lequel le groupe CO est remplacé par un groupe CH, l'atome d'oxygène devenant quadrivalent et sa valence libre pouvant être satisfaite par un acide, alors que l'hydroxyle phénolique peut former des sels avec des alcalis. Pour une même anthocyane les colorations rouge, violette et bleue correspondraient la première à l'existence d'un sel acide, la troisième à un sel métallique, la deuxième à l'anhydride du pigment suivant les schémas.



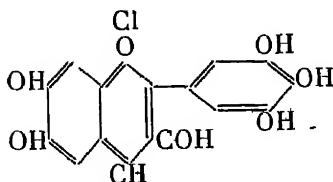
Tous les pigments anthocyaniques paraissent dériver de trois composés fondamentaux : la pélagonidine, la cyanidine et la delphinidine dont les chlorures ont les formules suivantes, correspondant, avec les modifications que nous avons indiquées, à des flavonols.



Chlorure de pélagonidine



Chlorure de cyanidine



Chlorure de delphinidine

Ces substances forment avec le glucose, le galactose, le rhamnose, des glucosides qui ne sont autre chose que les pigments anthocyaniques

De la pélargonidine dérive la pélargonine qui en est un diglucoside et qui constitue la matière colorante des petales du *Pelargonium zonale*

La cyanidine donne comme glucosides la cyanine (diglucoside) des fleurs de Bleuet, la chrysanthémine (monoglucoside), la kéracyanine (rhamnoglucoside) des fruits du Cerisier, l'idœine (monogalactoside) des fruits du *Vaccinium* *Vitis Idœa*

De même la delphinidine aboutit à la violanine (rhamnoglucoside) des fleurs de *Viola tricolor*, l'ampélopsine est un monoglucoside de l'ampélopsidine, qui elle-même est un éther monométhylé de la delphinidine, la myrtilline est aussi un monoglucoside de la myrtilidine, éther méthyle

de la delphinidine, l'œnine et la malvine sont un monoglucoside et un diglucoside de l'œnidine et la malvidine, éthers diméthylés de la delphinidine

La parente chimique existant entre les composés anthocyaniques et flavoniques est évidente, il y correspond d'ailleurs une relation en ce qui concerne la présence successive ou simultanée de deux sortes de matières dans les tissus capables de produire une anthocyane, c'est ainsi que dans les feuilles vertes, correspondant spécifiquement à celles qui sont capables de rougir à l'automne, on peut isoler un composé glucosidique jaune de la série flavonique, il s'extraît de la même manière que l'anthocyane et cristallise suivant des formes identiques, enfin on peut artificiellement transformer ce dérivé flavonique en anthocyane par réduction opérée à l'aide de l'hydrogène naissant (amalgame de sodium en présence d'eau chlorhydrique); inversement les anthocyanes oxydées par l'eau oxygénée sont ramenées à la substance jaune correspondante (COMBES, WILLSTÄTTER), on est donc amené à considérer les anthocyanes comme se formant aux dépens des glucosides flavoniques.

Quelle que soit la nature des conditions qui influent d'une manière lointaine sur la production des anthocyanes (froid, lumière, décortication annulaire) celle-ci est toujours corrélative d'une grande accumulation de sucres. Le rougissement printanier, sous l'influence d'une basse température, correspond en effet à une teneur élevée des feuilles en sucres solubles, de même le rougissement automnal, chaque fois qu'une lumière intense

détermine une dose considérable de sucres dans les tissus (plantes alpines, par exemple) les feuilles ont une tendance à rougir, il en est de même lorsque, par une décortication annulaire, on détermine l'accumulation de sucres dans la région supérieure d'un rameau et les feuilles de celles-ci rougissent, dans les fruits et dans les galles, où il existe une quantité considérable de sucres solubles il en est encore de même, enfin on peut accentuer la production d'anthocyane en fournissant directement aux organes du sucre en grande quantité

Nous verrons, à propos du phénomène respiratoire, que lors de la formation d'anthocyane dans les divers organes, il se produit une fixation particulièrement abondante d'oxygène, ce fait avait tout d'abord donné à penser que l'apparition des pigments de cette nature était due à une oxydation, or nous venons de voir qu'en réalité les anthocyanes dérivent d'autres glucosides par réduction, les deux phénomènes ne sont pas inconciliables et on peut parfaitement concevoir que l'oxydation de certaines substances crée un milieu réducteur favorable à la formation des pigments anthocyaniques.

9 Glucosides de la digitale

Les feuilles de *Digitalis purpurea* contiennent un certain nombre de principes dont plusieurs sont particulièrement actifs sur l'organisme des animaux supérieurs, il s'agit encore de substances glucosidiques, la digitoxine est la plus importante au point de vue thérapeutique et fournit à l'hydrolyse deux molécules d'un sucre spécial le *digitoxose* $C_6H_{12}O_4$

et une de digitoxigénine, de même la digitaline donne du glucose, du *digitalose* $C_7H_{16}O_5$ et de la digitalénine.

La **strophantine** est également un glucoside, à la constitution duquel participent le rhamnose et le mannose.

10 Saponines

Ces produits forment un groupe de glucosides caractérisés par le fait que leurs émulsions aqueuses moussent très abondamment, à la façon du savon. On les trouve dans un grand nombre d'espèces végétales, appartenant à plus de soixante-dix familles, ils sont contenus soit dans la feuille, soit dans l'écorce, dans la racine ou encore dans la graine, citons comme exemple la saponine de l'écorce du *Quillaja Saponaria* (bois de Panama), les graines d'*Agrostemma Githago*, les racines de Gentianes, de Saponaire.

Les saponines, solubles dans l'eau, sont insolubles à froid dans l'alcool, l'éther, la benzine, elles précipitent par l'acétate neutre de plomb et par la baryte, ce sont des substances ordinairement neutres, réduisant le permanganate de potassium, on peut les obtenir à l'état cristallisé. On les extrait par l'eau, on les précipite par l'acétate de plomb neutre ou basique suivant qu'il s'agit d'une saponine acide ou d'une saponine neutre, le précipité est décomposé, la solution évaporée et le résidu repris par le chloroforme, puis précipité par l'éther.

Les formules des différentes saponines ne diffèrent le plus souvent que par un multiple de CH_2

et rentrent le plus souvent dans le type $C_nH_{2n-8}O_n$. Ces substances ne réduisent pas directement la liqueur de Fehling, mais opèrent cette réduction après un traitement à chaud par les acides étendus. L'hydrolyse ainsi produite donne en effet naissance à un sucre (glucose, galactose, arabinose ou méthylpentose) ou à plusieurs sucres à la fois et, si un corps insoluble dans l'eau, il peut arriver que ce corps (sapogénine intermédiaire) se comporte à son tour comme un glucoside et puisse être dédoublé en sucre et une sapogénine définitive, cette dernière a une fonction lactone.

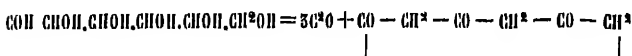
Le bois de Panama contient deux saponines distinctes, l'acide quillagique $C^{40}H^{30}O^{40}$ et la saponine du *Quillaja* $C^{47}H^{26}O^{40}$, la première substance n'a pas de propriétés vénéneuses, la seconde, comme beaucoup de saponines, constitue au contraire un poison pour les animaux à sang-froid.

11 Rôle physiologique des glucosides

Nous avons appris à connaître les conditions de formation des sucres dans les végétaux supérieurs. Nous venons de voir que les glucosides dérivent des sucres réducteurs par l'adjonction d'un radical souvent aromatique, d'une manière générale il ne paraît pas douteux que les divers composés aromatiques qu'on trouve dans les organes végétaux dérivent des substances sucrées, des feuilles, placées à la surface de solutions sucrées, accumulent nettement des composés aromatiques, la chaîne ouverte des sucres se ferme pour constituer

noyau cyclique, une fois ce dernier constitué il peut se produire un très grand nombre de substances par addition de chaînes latérales ou soudure de noyaux, d'où la multitude de produits aromatiques qu'on rencontre chez les végétaux

On admet par exemple que la phloroglucine, qui dérive facilement d'un grand nombre de glucosides et qui existe à l'état libre chez plusieurs végétaux, prend naissance par une déshydratation de sucres plus considérable que celle qui aboutit à leur polymérisation en amidon, on aurait :



le corps formé peut s'écrire



c'est à dire la phloroglucine

En fait on a signalé une coïncidence entre la localisation de la phloroglucine et celle de l'amidon.

Nous avons dit que le rôle des sucres n'est pas douteux; il s'agit incontestablement de substances servant d'aliments à la plante qui les produit, en est-il de même des glucosides? S'agit-il de principes pouvant jouer, après leur formation, un rôle alimentaire ou au contraire de substances de déchet, d'excrétion, de résidus ne pouvant plus avoir aucune utilité pour la plante qui les a élaborés? Il faut

avouer qu'aucune réponse définitive n'a été faite cette question et nous nous contenterons de rapporter brièvement les divers arguments qui ont été produits en faveur de chacune de ces manières de voir, ils sont principalement basés sur les variations qu'éprouvent les glucosides au cours du développement et qu'on peut apprécier soit par voie microchimique, soit par des méthodes d'analyse quantitative.

Différents auteurs considèrent les glucosides comme des substances de réserve, dans lesquelles les sucres se combinent avec des corps aromatiques comme ils se combinent entre eux pour former des polysaccharides, ils correspondraient simplement à des fonctions spéciales et nous aurons l'occasion de signaler en particulier l'hypothèse de PALLADIN selon laquelle ils joueraient un rôle important dans le phénomène respiratoire.

Adressons-nous par exemple à la salicine du Saule et étudions-en avec WEEVERS les variations dans la plante. Voyons tout d'abord ce qui se passe à cet égard dans la feuille au cours d'une journée. Sur une branche de Saule on prélève, à la tombée de la nuit, la moitié de chaque feuille en faisant une section suivant la nervure médiane, le matin suivant, on récolte les moitiés restées sur la branche et on procède au dosage de la salicine et du glucose. Dans les deux lots, on constate que les deux substances sont en plus grande quantité le soir que le matin, il en est de même pour des feuilles exposées à la lumière et comparées à des feuilles semblables mais maintenues à l'obscurité à l'intérieur de papier

noir; le glucoside varie donc dans le même sens que les sucres proprement dits au cours d'une journée.

WEEVERS arrive à des résultats analogues en ce qui concerne les variations de la salicine dans les bourgeons et les branches aux différentes époques de l'année. A la fin de mars, les bourgeons contiennent une assez grande quantité de salicine, au début d'avril, la salicine a complètement disparu, à la fin de mai, les jeunes pousses contiennent à nouveau le glucoside et celui-ci, s'il existe d'une manière relative en quantité moins considérable que dans les bourgeons, s'y trouve plus abondamment d'une manière absolue, la salicine diminue d'autre part dans les branches portant les bourgeons que nous venons de considérer pendant le développement de ceux-ci, et WEEVERS s'est assuré que l'émigration n'avait pas lieu vers d'autres organes que ceux qui étaient soumis à l'analyse. On est ainsi conduit à considérer que les variations du glucoside envisagé sont entièrement comparables à celles qui sont réalisées pour les sucres, que leur formation est soumise aux mêmes lois et, par suite, qu'on est en présence d'une matière jouant le rôle d'aliment.

Mais le fait que les variations diverses de la salicine sont parallèles à celles des sucres ne prouve pas que le glucoside en question résulte d'une manière directe d'un phénomène de photosynthèse; on peut aussi bien admettre qu'il s'agit d'une relation indirecte, et rien ne nous permet de considérer comme substance alimentaire toute substance qui

se forme dans la feuille à la suite du phénomène d'assimilation chlorophyllienne, même si cette substance contient un noyau sucré

La disparition de la salicine dans les bourgeons au moment de la reprise de la végétation, et on constate des faits analogues pour l'arbutine, la populine, la syringine, paraît un argument beaucoup plus sérieux en faveur de la manière de voir de WEEVERS, on a observé de même, au moment de la germination, la disparition de l'esculine dans les graines d'*Æsculus*, comme celle des glucosides de la digitale

A ces arguments on en a opposé d'autres plaçant en faveur de l'opinion suivant laquelle les glucosides sont des substances inutilisables par la plante, certaines de ces substances apparaissent ou augmentent en effet pendant les premières phases de germination de la graine, mais le fait peut aussi bien correspondre à la formation d'un produit intermédiaire, venant se placer entre les substances de réserve qui subissent une désintégration et le corps résultant de leur utilisation définitive

On a invoqué d'autre part le fait que les feuilles qui se détachent de la plante contiennent souvent de grandes quantités de glucosides, qui ne peuvent être utilisées par conséquent ultérieurement; mais il s'agit d'un argument finaliste sans valeur et qui ne peut évidemment s'appliquer au cas des substances sucrées qui, elles aussi, peuvent exister encore en abondance dans les feuilles tombées, il s'agit évidemment de matières inutilisées, mais pas forcément de matières inutilisables

Ces diverses raisons sont, on doit le reconnaître, beaucoup plus fragiles que celles qui amènent à considérer les glucosides comme des substances de réserve, mais pour avoir la preuve certaine qu'il en est bien ainsi, et cela peut dépendre aussi de la nature du glucoside considéré, il faudrait montrer, comme on l'a fait pour les sucres, que nous sommes en présence de corps qui peuvent être utilisés par la plante lorsqu'on les fait absorber artificiellement par celle-ci, nous verrons quels sont les résultats qui ont été obtenus dans cette voie lorsque, dans un dernier chapitre, nous étudierons les sources organiques de carbone des végétaux chlorophylliens

B. — TANNINS

On désigne sous ce nom une série de substances organiques dont certaines peuvent être considérées comme des glucosides, et dans lesquelles existe toujours un noyau phenolique, soit celui du pyrogallol, soit celui de la pyrocatechine. Elles présentent un ensemble de propriétés communes assez caractéristiques; leur saveur est astringente, elles sont solubles dans l'eau et se fixent sur les membranes animales qu'elles rendent imputrescibles, d'où leur emploi dans la fabrication du cuir, elles précipitent les matières protéiques, les mucilages, les alcaloïdes, le bichromate de potassium, le chloromolybdate d'ammoniaque, elles réduisent les sels d'argent, de mercure, l'acide osmique, la liqueur de Fehling, en présence des sels de fer, elles donnent une coloration bleue foncée (encre) lors-

qu'il s'agit d'un tannin à base de pyrogallol, verte si le tannin est dérivé de la pyrocatechine, on peut aussi distinguer les deux groupes de tannins par l'eau de brome, qui donne un précipité avec les substances pyrocatechiques et n'en fournit pas avec les tannins pyrogalliques

Par l'action de la lessive de potasse, les tannins pyrogalliques donnent naissance à de l'acide gallique $C_6H_2(OH)_3CO^2H$, les tannins pyrocatechiques produisent de l'acide protocatéchique et des phénols (résorcine et phloroglucine).

En présence des acides, la solution de tannins donnent à chaud des produits d'oxydation et de déshydratation d'un brun rouge ou d'un brun foncé peu solubles dans l'eau et désignés sous le nom de *phlobaphènes*

Les tannins existent très fréquemment et en abondance dans l'écorce des tiges (10 % dans le Chêne, 20 % dans le Grenadier, 36 % dans l'Arbousier), dans les feuilles (10 % dans le Thé), dans les galles et en particulier dans celles que divers Cynipides déterminent sur les Chênes, dans les fruits. On les extrait par l'acétone, l'alcool ou l'éther, pour leur dosage, on utilise la propriété qu'ils ont de se fixer sur les peaux et celle qu'ils présentent d'être réduits par le permanganate de potassium, on peut aussi les doser colorimétriquement par le chlorure de fer.

Il s'agit de substances qui sont dissoutes dans le suc cellulaire et sont souvent étroitement localisées dans des cellules spéciales, la localisation des tannins peut s'établir facilement à l'aide des sels de

fer ou du bichromate de potassium qu'on fait pénétrer par osmose dans l'organe végétal qu'on veut étudier à ce point de vue, dans ces conditions, il ne s'opère pas de diffusion des matières tanniques et le précipité se forme très exactement dans les seuls éléments qui en contiennent normalement, à l'aide de coupes pratiquées dans les organes ainsi traités, on reconnaît aisément la topographie des éléments tannifères qui sont souvent sous-épidermiques ou plus profonds (fig. 63), il peut d'ailleurs arriver que toutes les cellules parenchymateuses de certains tissus contiennent du tannin, c'est en particulier le cas du brou de Noix. Ordinairement à l'état dissous dans le suc cellulaire, les tannins sont quelquefois contenus dans des vésicules particulières du protoplasme.

On a décrit un grand nombre de substances rentrant dans la catégorie des tannins, nous nous contenterons de signaler celles qui sont le mieux connues et qui suffiront à nous donner une idée de leur constitution.

L'acide gallique est le type des tannins dans

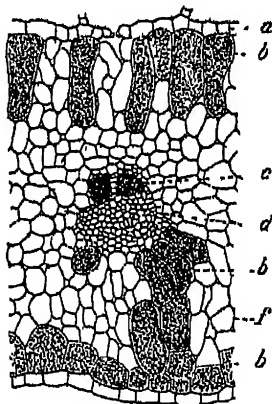


Fig. 63. — Localisation du tannin dans le limbe foliaire d'*Anthyllus Genista* (VULNERARIA)

lesquels il n'existe pas de noyau sucré, mais seulement un noyau phénolique, sa formule est $C^7H^6O^5 = C^6H^2(OH)^3CO^2H$, c'est un dérivé du pyrogallol, on l'a signalé dans les feuilles du Théier, du *Coriaria thymifolia*, de l'*Arctostaphylos Uva-Ursi*

Le tannin des galles du Chêne, $C^{14}H^{10}O^9$, qu'on trouve aussi dans différentes espèces de *Rhus*, dans l'écorce du Châtaignier, les gousses de *Cesalpinia coriaria*, est souvent accompagné d'acide gallique; les galles de *Q. infectoria* (galles d'Orient) en contiennent jusqu'à 25 %. On l'a tout d'abord considéré comme un glucoside de l'acide gallique, ensuite comme un glucoside de l'acide digallique $C^6H^2(OH)^3CO^2 - C^6H^2(OH)^2CO^2H$, puis enfin comme l'anhydride de ce dernier

Avec le tannin de l'écorce du Chêne, $C^{17}H^{10}O^9$, il s'agit, au moins pour certains auteurs, d'un glucoside de l'acide gallique, sous l'action des acides on obtiendrait du glucose et du phlobaphène

Citons pour mémoire, comme autres tannins, l'acide ellagique (Haricot, écorce du Chêne, rhizôme de *Potentilla Tormentilla*), le tannin du bois de Chêne, la catéchine (bois de l'*Acacia Catechu*), le tannin du *Polystichum Filix Mas*, celui du bois d'Aulne, ces deux derniers rentrant, avec beaucoup d'autres, dans la catégorie des glucosides

Gonos a signalé l'existence d'une relation étroite existant entre les glucosides et les tannins, nous avons étudié précédemment, à titre d'exemple, la localisation de l'esculine dans le Marronnier d'Inde, or il existe dans les différents organes de la même

plante un tannin, l'acide esculitannique $C^{26}H^{24}O^{12}$, à noyau pyrocatechique

Comme l'esculine l'acide esculitannique est localisée dans certaines cellules de parenchyme et sa distribution peut être étudiée à l'aide de procédés analogues à ceux qui servent à déterminer la localisation de l'esculine, or on constate que la répartition des deux substances est absolument la même, elles apparaissent toutes deux dans les parenchymes et surtout dans l'épiderme, l'endoderme, la zone pérимédullaire, dans les cotylédons où il n'existe pas d'esculine il n'y a pas non plus d'acide esculitannique, les deux substances apparaissent simultanément et enfin on peut montrer que ce sont les mêmes cellules qui contiennent les deux matières

Abandonnons une coupe dans une solution de molybdate d'ammoniaque et suivons les progrès de la localisation, quand celle-ci est suffisamment nette et que les cellules à acide esculitannique sont devenues nettement jaunes, effectuons sur la coupe la réaction de SONNENSCHN (acide azotique puis ammoniaque), les cellules jaunes prennent une vive coloration rouge, caractéristique de l'esculine. Il existe donc dans une même cellule à la fois de l'esculine et de l'acide esculitannique et on est amené à l'idée qu'on se trouve en présence d'une combinaison, d'un esculitannate d'esculine

Des faits d'un autre ordre viennent à l'appui de cette manière de voir, l'esculine est insoluble dans l'alcool alors que l'acide esculitannique s'y dissout, or si on traite les tissus par l'alcool on constate

qu'ils ne donnent plus les réactions de l'esculine, le fait ne peut s'expliquer que par l'existence d'une combinaison des deux substances, combinaison qui est soluble dans l'alcool.

Signification physiologique des tannins

Nous ne sommes pas plus renseignés sur le rôle physiologique des tannins que sur celui des glucosides, il s'agit de substances dont la formation est influencée par la lumière, mais nous avons déjà dit que cela ne prouve pas qu'il s'agisse de produits directs de l'assimilation chlorophyllienne et que le fait est insuffisant pour conclure à la nature de réserve

En ce qui concerne leur devenir il ne paraît pas le plus souvent que les tannins disparaissent ou subissent un abaissement dans leur taux, il faut cependant excepter ceux qu'on trouve dans certains fruits charnus, tels que ceux de beaucoup de Rosacées (Pomme, Nèfle), et qui, abondants avant la maturation disparaissent peu à peu pendant que cette dernière s'effectue, nous reviendrons ailleurs sur ce phénomène.

C — ACIDES ORGANIQUES

Alors que le cytoplasme est neutre ou alcalin, le suc cellulaire des végétaux présente une réaction acide, elle est due à la présence d'acides organiques libres ou de sels acides correspondants.

Il n'entre pas dans notre plan de considérer à

cette place les acides organiques au point de vue de leur formation; ils dérivent en effet des sucres par un processus d'oxydation dont l'étude trouvera tout naturellement sa place lorsque nous envisagerons les phénomènes respiratoires. Nous nous contenterons pour l'instant de reconnaître quelle est la nature de ces substances et quels sont les caractères de leur répartition chez les végétaux, ayant à considérer bientôt leur rôle possible dans la nutrition des végétaux hétérotrophes ou même des plantes chlorophylliennes.

Le plus simple des acides organiques qu'on rencontre dans le règne végétal est l'acide formique $\text{H CO}^2\text{H}$, qui existe dans les poils urticants de l'Ortie, ainsi que dans les feuilles de *Sempervivum tectorum*, d'*Abies pectinata*, les fruits de *Ceratonia Siliqua* et de *Tamaris indica*, chez l'*Æthaliium septicum* et les Vauchéries parmi les Thallophytes

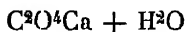
Le meilleur réactif histologique de l'acide formique est l'azotate de cérium qui donne naissance à du formiate de cérium insoluble, cristallisant sous forme de dodécaèdres pentagonaux

L'acide oxalique, $\text{CO}^2\text{H} - \text{CO}^2\text{H} = \text{C}^2\text{O}^4\text{H}^2$, est le plus répandu des acides organiques chez les végétaux, il existe, lorsqu'il est dissous, à l'état libre ou à l'état de sels, il est ordinairement contenu dans des cellules spéciales et se reconnaît à l'état d'oxalate insoluble, soit d'oxalate de calcium, soit d'oxalate de strontium (petites pyramides à base quadratique) ou encore d'oxalate d'argent (cristaux hexagonaux). Nous l'avons vu dériver *in vitro* de l'amidon par l'action de l'acide azotique; cette

transformation montre sa relation avec les substances sucrées

Les oxalates solubles qu'on rencontre chez les plantes sont des oxalates neutres ou acide de potassium, $C^2O^4K^2$ et C^2O^4KH , (c'est l'oxalate acide qu'on observe dans les feuilles d'Oseille, d'Oxalis de *Begonia*, d'*Atropa*) ou de l'oxalate de sodium que présentent par exemple diverses plantes maritimes (*Salicornia*, *Suaeda*)

Souvent c'est à l'état d'oxalate de calcium insoluble qu'existe l'acide en question dans les végétaux, il se présente sous forme de cristaux appartenant soit au système du prisme droit à base carrée, soit au système du prisme oblique à base rhombe. Les premiers, correspondant à la formule $C^2O^4Ca + 3H^2O$, peuvent être isolés et ont fréquemment la forme d'octaèdres (*Begonia*), ou sont groupés pour constituer la *macule* dite *en oursin*, qu'on observe dans un très grand nombre d'espèces végétales. Les seconds sont moins hydratés



isolés ou groupés en longues aiguilles formant un faisceau appelé *raphide* (*Arum* et de nombreuses Monocotylédones)

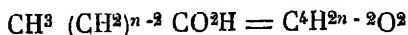
Les deux formes ont été reproduites artificiellement et se trouvent liées en particulier à la plus ou moins grande consistance du suc cellulaire, lorsque celui-ci contient beaucoup de substances gommeuses ou mucilagineuses c'est la seconde forme qui se constitue

L'oxalate de calcium, insoluble dans l'eau, l'est

également dans l'acide acétique, il est par contre soluble dans l'acide chlorhydrique et l'acide sulfurique, avec ce dernier acide il se forme du sulfate de calcium qui cristallise

Citons pour mémoire l'acide acétique, $\text{CH}_3 \text{CO}^2\text{H}$, et l'acide succinique, $\text{CO}^2\text{H} - (\text{CH}_2)^2 - \text{CO}^2\text{H}$, qui se forment dans diverses fermentations, mais n'ont pas été signalés dans le corps des plantes supérieures

Quand aux homologues supérieurs de l'acide acétique et rentrant dans la formule générale.



nous les verrons entrer dans la constitution des corps gras et les considérerons avec ces dernières substances

Acides-alcools

A côté des acides précédents vient se placer toute une catégorie de corps qui possèdent à la fois la fonction acide et la fonction alcool

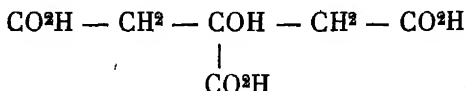
L'acide glycolique, $\text{CH}_2\text{OH CO}^2\text{H}$, l'acide glycerique, $\text{CH}_2\text{OH} - \text{CHOH} - \text{CO}^2\text{H}$, l'acide lactique, $\text{CH}_3 \text{CHOH CO}^2\text{H}$, sont des produits de fermentation des sucres, il en est de même des acides saccharique et mucique $\text{CO}^2\text{H} (\text{CHOH})^4 \text{CO}^2\text{H}$ Mais chez les plantes supérieures on rencontre surtout les trois acides suivants.

L'acide tartrique, $\text{CO}^2\text{H} (\text{CHOH})^2 \text{CO}^2\text{H}$, qui existe dans le raisin à l'état de bitartrate de potassium, on l'a signalé également dans les fruits du Mûrier, du

Mahonia, de l'Ananas, du Concombre de la Tomate, dans les tubercules de la Pomme de terre et du Topinambour Il est précipité à l'état de sels de calcium en cristaux rhombiques, solubles dans l'acide acétique à 2 %.

L'acide malique, $\text{CO}^2\text{H} \cdot \text{CHOH} \cdot \text{CH}^2 \cdot \text{CO}^2\text{H}$, est beaucoup plus fréquent et se rencontre dans les pommes, les groseilles, les sorbes, les cerises, ainsi que dans les tiges et les feuilles de plantes grasses (Crassulacées, Cactées, Euphorbes grasses), il existe à l'état libre ou de malate neutre de calcium qui précipite en sphérites par l'alcool, soit sous forme de malate, soit sous celle de malophosphate.

Enfin l'acide citrique



qui est tribasique, est mélangé aux précédents dans les groseilles, les framboises, le citron, on l'a aussi signalé chez quelques graines (Lupin blanc).

On peut le caractériser par la réaction de DENIGÈS, consistant à faire agir du sulfate mercurique à l'ébullition, puis à additionner d'un peu de permanganate de potassium à 2 %, il se produit de l'acide acétone-dicarbonique qui, réagissant sur le sulfate mercurique forme une combinaison insoluble.

En présence des sels de calcium l'acide citrique produit à l'ébullition un citrate tricalcique qui se précipite peu à peu à l'état cristallisé.

Il existe d'autre part tout une catégorie d'acides organiques appartenant à la série aromatique, mais

ils sont beaucoup moins importants que les précédents et il nous suffira de citer l'acide gallique $C^6H^2(OH)^3CO^2H$, que nous avons déjà signalé à propos des tannins, ainsi que sur l'acide benzoïque $C^6H^5.CO^2H$, que nous verrons accompagner les oléorésines

CHAPITRE V

CORPS GRAS, LIPOIDES, CIRES

A — CORPS GRAS

1. Caractères généraux

Les graisses végétales jouent un rôle physiologique analogue à celui des sucres, il s'agit de substances généralement liquides à la température ordinaire et désignées alors sous le nom d'*huiles*, quelquefois elles sont solides, comme les graisses animales, à la température ordinaire, c'est le cas de la matière grasse extraite des graines de *Bertholletia excelsa*, ou bien elles présentent une consistance plus ou moins molle, ce sont alors des *beurres*, tels que celui de Cacao, provenant des graines de *Theobroma Cacao*, celui de la Muscade extrait des graines de *Myristica fragrans*, celui de Coco. Les points de congélation de ces diverses substances grasses sont très différents, comme l'indiquent les quelques nombres qui suivent :

Cacao	32°	Amande douce	— 10°
Palme	30° à 40°	Coton	— 12°
Cocotier	21° à 31°	Ricin, Œillette	— 18°
Olive	2° à 6°	Noisette	— 20°
Moutarde,	0°	Lin	— 27°
Navette	— 4°	Noix, liquide à	— 28°
Arachide	— 7°		

Agitées vigoureusement avec de l'eau, les huiles se résolvent en une multitude de globules, il se forme une *émulsion* ayant l'aspect laiteux (le lait n'est d'ailleurs pas autre chose qu'une émulsion), si l'agitation n'a pas été suffisamment énergique les globules se réunissent plus ou moins rapidement à la surface de l'eau quand elle a cessé, par une agitation très puissante on obtient au contraire des émulsions permanentes, celles-ci sont réalisées plus aisément par l'emploi d'eau alcalinisée à l'aide d'un peu de soude ou de potasse ou d'eau contenant en solution certaines substances telles qu'une mucine ou une saponine.

Les corps gras peuvent se rencontrer dans les divers organes des plantes supérieures, mais c'est avant tout dans les graines et dans quelques fruits qu'elles existent en abondance, on observe pour ces organes des teneurs de l'ordre des chiffres rapportés ci-dessous

Graines de Coton	20 %	Graines d'Amandier	53 %
— Lin	34 %	— Noix	60 %
— Œillette	41 %	— Ricin	66 %
— Colza	42 %	Péricarpe de l'olive	20 %

Toutes ces substances sont plus légères que l'eau (leur densité varie de 0,91 à 0,98), insolubles dans

l'eau, elles se dissolvent dans l'éther, l'éther de pétrole, le sulfure de carbone, le chloroforme, la benzine, l'acétone, elles sont ordinairement peu solubles dans l'alcool à froid, sauf certaines, au nombre desquelles figure l'huile de Ricin

Industriellement on extrait les huiles par compression, mais dans les recherches de physiologie végétale on procède généralement en traitant les organes desséchés par un des solvants que nous venons de signaler et particulièrement par l'éther ou par l'éther de pétrole, on dissout alors non seulement les matières grasses proprement dites que nous considérons en ce moment (et d'une manière qui peut être incomplète), mais encore toute une série de corps ayant à cet égard les mêmes propriétés, on retrouve dans l'extrait par l'éther des corps appartenant à la série des lipoides que nous signalerons ultérieurement, des essences, des résines, des glucosides, des alcaloides, des acides organiques, des pigments du groupe de la chlorophylle et de la carotène, l'ensemble de ces matières ne paraît pas d'ailleurs dépasser ordinairement 3 % de l'extrait total ; une série de manipulations, sur lesquelles nous n'avons pas à nous étendre ici, permet de se débarrasser de ces impuretés

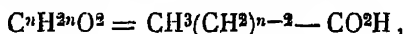
Les substances grasses présentent, en dehors des propriétés physiques que nous venons de leur reconnaître, un indice de refraction assez considérable, variant de 1,47 à 1,49, qui fait apparaître d'une manière très nette à l'examen microscopique les globules huileux contenus dans un liquide aqueux. Elles sont ordinairement peu actives vis à

vis de la lumière polarisée, il n'y a guère d'exception à cet égard que pour les huiles de Ricin ($\alpha_D = + 40^{\circ}7$) et de Croton ($\alpha_D = + 42^{\circ}65$).

2 Composition chimique des substances grasses

Les corps gras constituent un groupe très homogène au point de vue de leur constitution chimique, ce sont des éthers neutres de la glycérine; cette dernière substance est un alcool trivalent $C^3H^8O^3 = CH^2OH-CHOH-CH^2OH$, quant aux acides qui l'étherifient pour former les huiles, ce sont des acides gras monovalents, et c'est par leur nature que se distinguent les différentes substances grasses, les acides entrant dans la constitution des corps gras appartiennent aux cinq catégories principales suivantes :

A. *Acides saturés* de formule générale



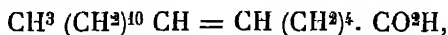
il s'agit de la série de l'acide acétique comprenant les termes

$C^2H^4O^2$ acide acétique	$C^{12}H^{24}O^2$ acide laurique
$C^3H^6O^2$ — propionique	$C^{14}H^{28}O^2$ — myristique
$C^4H^8O^2$ — butyrique	$C^{16}H^{32}O^2$ — margarique
$C^5H^{10}O^2$ — isovalérianique	$C^{18}H^{36}O^2$ — stéarique
$C^{10}H^{20}O^2$ — caproïque	$C^{20}H^{40}O^2$ — arachique

B *Oxacides saturés* de formule générale $C^nH^{2n}O^4$, tels que l'acide distéarique $C^{18}H^{36}O^4$.

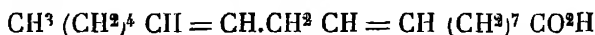
C. *Acides non saturés* $C^nH^{2n-2}O^2$, présentant une liaison bivalente (série acrylique), les plus connus

sont l'acide oléique $C^{18}H^{34}O^2$, pouvant s'écrire $CH^3 (CH^2)^7 CII = CH (CH^2)^7 CO^2H$, son isomère l'acide pétrosélinique dont la formule est



et l'acide érucique $C^{22}H^{42}O^2$

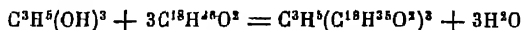
D *Acides non saturés* $C^nH^{2n-4}O^2$, présentant deux liaisons bivalentes; le type en est l'acide linoléique $C^{18}H^{32}O^2$ pouvant s'écrire



E *Oxacides non saturés*, représentés surtout par l'acide ricinique $C^{18}H^{34}O^3$ ou



Si par exemple trois molécules d'acide stéarique réagissent sur une molécule de glycérine, il se formera une tristearate de glycérine ou tristéarine, plus simplement encore de la stearine, avec élimination d'eau.

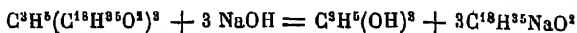


Le plus généralement une graisse n'est constituée qu'aux dépens d'un unique acide gras; quelquefois, cependant, il entre deux acides gras dans une même substance grasse qui est alors un éther composé; c'est le cas de l'oléodistéarine et de l'oléodipalmitine qu'on observe dans le beurre de Cacao.

D'autre part, les corps gras qu'on extrait des végétaux sont toujours des mélanges de différents éthers de la glycérine, en proportions variables, dans le cas des huiles, c'est ordinairement la trioléine qui prédomine et c'est à elle que le mélange correspondant de corps gras doit d'être

liquide à la température ordinaire, lorsque l'huile reste solide dans ces conditions, c'est qu'il existe de fortes proportions de palmitine fondant à $+ 62^{\circ}$, ou de stéarine fondant à $+ 71^{\circ}5$

Comme tous les éthers, les substances grasses se dédoublent en présence d'eau surchauffée (200°) ou d'alcalis à chaud, pour régénérer l'acide gras et la glycérine, si on opère en présence d'une base, il se forme un sel correspondant à l'acide gras et désigné sous le nom de savon, en opérant en présence de soude on a ainsi



On peut également obtenir des savons de chaux, de plomb, de zinc, d'argent

Le phénomène de la saponification permet de distinguer les corps gras des autres substances extraites en même temps qu'elles par l'éther et, d'autre part, quand il s'agit d'huiles complexes, il peut donner des renseignements sur leur composition, on appelle *indice de saponification* le nombre de milligrammes de potasse qui détermine la saponification complète d'un gramme d'huile; plus l'huile est riche en acides de faible poids moléculaire, plus l'indice de saponification est naturellement élevé, sa valeur est d'environ 190 pour la trioléine et la tristéarine, elle atteint 557 pour la tributyrine et devient égale à 722 pour la triacétine.

On peut séparer les différents acides gras les uns des autres, après saponification, par différents procédés basés sur leur distillation possible ou sur leurs propriétés différentielles vis à vis de solvants

appropriés La présence et l'importance quantitative des acides gras non saturés s'évaluent d'autre part en se basant sur la propriété qu'ont ces substances de fixer deux atomes d'iode par double liaison, c'est ainsi qu'une molécule d'acide oléique fixe deux atomes d'iode, une molécule d'acide linoléique en fixe quatre; on appelle *indice d'iode* la quantité d'iode fixée par 100 grammes d'huile.

La présence de la glycérine se traduit par la formation, lorsqu'on traite un corps gras à chaud par l'acide sulfurique concentré, d'aldéhyde acroléique ou acroléine, $\text{CH}_2 = \text{CH} = \text{COH}$, reconnaissable à son odeur et à son action irritante sur la conjonctive, on peut par cette réaction distinguer les substances grasses proprement dites de substances ayant certaines propriétés physiques identiques, la détermination quantitative de la glycérine provenant de la saponification d'une huile vient fournir un nouveau renseignement sur la composition de celle-ci.

En dehors des acides gras engagés à l'état d'éthers neutres de la glycérine dans une substance grasse, il peut en exister en quantité plus ou moins considérable à l'état libre, on détermine le taux d'une huile en acides gras libres par la quantité d'alcali nécessaire pour les neutraliser (*indice d'acide*), on peut déterminer cet indice pour les acides libres insolubles dans l'eau et pour ceux qui sont solubles dans l'eau

L'*indice d'acétylation*, autre caractéristique des matières grasses, est le nombre de milligrammes de potasse qui neutralisent l'acide acétique obtenu

par saponification de 1 gramme de matiere acetylee par l'anhydride acetique, ce nombre renseigne sur la quantité d'oxacides existant dans la substance, il peut varier de 7 (huile de Lin) à 149 (huile de Ricin).~

Ces différents indices, joints à la densité, au point de fusion, à l'indice de refraction, à l'élévation de temperature produite par l'addition d'acide sulfurique, permettent de caractériser les différentes matieres grasses

3 État naturel, localisation

Les différentes huiles extraites des végétaux peuvent se reconnaître, en dehors des propriétés physiques et chimiques précédentes, par une série de reactions colorees, dues à la présence de matières accessoires, c'est ainsi qu'avec le sulfo-molybdate acide de sodium les huiles d'amande douce, de coton, de lin, de noix, d'œillette donnent une coloration brun noir, l'huile d'arachide dans les mêmes conditions devient rouge pourpre, l'huile de citrouille d'un beau vert, celle de sésame d'un vert olive En mélangeant volūmes égaux d'huile et d'acide nitrique on obtient de même, après agitation, des colorations de l'huile et de l'acide permettant de distinguer l'origine de l'huile, c'est ainsi que l'huile d'olive devient d'un blanc verdâtre, l'huile d'œillette prend une couleur abricot, l'huile de navette devient rouge orangée, celle de coton acquiert une teinte marron, celle de chénevis une coloration brun rougeâtre, celle de lin une teinte rouge cerise

Les substances grasses contenues dans les graines n'y existent pas à l'état de gouttelettes visibles au microscope, du moins quand les tissus sont intacts, quand il s'agit de graisses solides à la température ordinaire elles peuvent s'observer à l'état de cristaux isolés ou groupés (*Theobroma Cacao*, *Myristica*, *Bertholletia*, *Ælœis*), mais dans le cas des huiles proprement dites il s'agit d'émulsions cytoplasmiques très fines dont on ne peut distinguer les particules, les gouttelettes apparaissent par contre lorsque de l'eau vient à pénétrer dans les tissus

La nature oléagineuse de ces gouttelettes peut

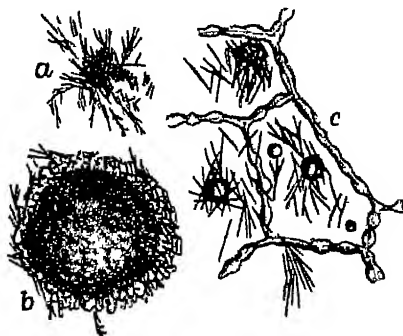


Fig 64 — Saponification de gouttelettes huileuses aboutissant à la formation d'un savon cristallin, en *a* et *b*, gouttelettes d'huile isolées en voie de transformation

s'établir par un certain nombre de réactions microchimiques. Elles ne sont ordinairement pas solubles dans l'alcool ni dans l'acide acétique, alors que les composés terpéniques le sont, si on porte une

coupe à 120°-130° les essences se volatilisent alors que les huiles subsistent, elles présentent d'ailleurs comme les essences la propriété de réduire l'acide osmique et de fixer la teinture d'alkanna, en présence d'acide chlorhydrique gazeux elles prennent une coloration jaune orangée, elles fixent le Soudan III. Mais la meilleure manière de caractériser microchimiquement les substances grasses dans un tissu végétal est de réaliser leur saponification en présence d'une solution alcoolique de potasse et d'ammoniaque, les gouttelettes d'huile se transforment dans ces conditions en masses cristallines constituées par des savons (fig 64).

4 Formation des substances grasses dans les graines

Nous avons déjà dit que c'est surtout dans les graines que les huiles se rencontrent et c'est là que nous les considérerons tout d'abord, on peut estimer que les espèces de Phanérogames dont les graines présentent des quantités appréciables d'huile représentent environ les 4/5 des espèces totales, tantôt, comme chez les Graminées, c'est surtout l'embryon qui est riche en matières grasses, tantôt c'est l'albumen qui contient des substances de réserve qui viennent se superposer à des matières amylacées ou cellulosiques, on se fera une idée de la richesse des différentes graines en matières grasses par les nombres suivants qui se rapportent, soit à des espèces où les réserves sucrées prédominent, soit à des graines franche-

ment oleagineuses (KÖNIG) (ces nombres correspondent à 100 de matière sèche)

		HUILES	SUCRES
GRAINES AMYLACÉES	Blé	1,85	68,65
	Chêne	3,08	46,83
	Marronnier	5,44	68,25
GRAINES OLÉAGINEUSES	Chanvre	32,58	21,06
	Lin	33,64	23,03
	Œillette	40,79	18,72
	Amande	53,02	7,84
	Cocotier	67,00	12,44

Comment se constituent ces réserves de matière grasse? Toutes les recherches qu'on a faites pour répondre à cette question ont consisté à effectuer des analyses de graines à différentes phases de leur développement et à comparer les teneurs en substances grasses à celles des autres matières, en particulier les matières sucrées. C'est ce qu'a réalisé MUNTZ pour les graines de Colza, nous transcrivons ci-dessous les nombres correspondant aux quantités, rapportées à 100 de matière sèche, de substances grasses, d'amidon, de saccharose et de sucres réducteurs contenus à différents stades, définis par le poids de la graine desséchée.

POIDS de la GRAINE desséchée (mg)	CORPS GRAS	AMIDON	SACCHAROSE	SUCRES réducteurs
1,21	14,2	19,9	10,7	8,3
1,55	21,0	18,5	7,7	7,4
1,91	31,5	13,4	5,1	5,0
3,79	44,4	6,8	2,1	3,1
4,94	43,6	2,6	4,6	2,5
4,98	41,7	1,3	4,9	»

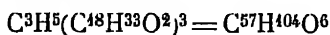
On voit que les sucres réducteurs diminuent très graduellement d'une manière relative; de même l'amidon, ainsi que le saccharose, du moins dans la première période, les matières grasses augmentent au contraire régulièrement, sauf vers la fin du développement. Si on fait abstraction des deux dernières analyses on est amené à considérer que les matières grasses, qui n'existent pas dans les tissus environnant la graine, se constituent *sur place* aux dépens des sucres arrivant dans cette graine, leur formation est donc de tout point comparable à celle des polysaccharides de réserve

Vers la fin du développement de la graine de Colza nous voyons la quantité relative d'huile diminuer un peu par suite d'une mise en réserve du saccharose, mais celle-ci ne se produit pas pour toutes les graines et les analyses suivantes, effectuées par LECLERC DU SABLON sur les graines de Ricin, nous donnent les résultats ci-dessous

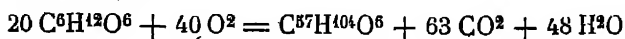
POIDS DE LA GRAINE DESSÉCHÉE (mg)	CORPS GRAS	SACCHAROSE	SUCRES REDUCTEURS
40	5,6	7,4	16,2
48	17,3	4,6	6,7
73	34,2	3,8	2,2
160	53,4	1,5	0,7
201	59,7	1,1	0,6

La mise en réserve des matières grasses est ici absolument continue, pour les deux espèces de graines l'allure générale du phénomène est du reste essentiellement la même, ce sont les sucres, dont nous avons vu l'origine dans l'acte chlorophyllien, qui se mettent en réserve dans les graines aussi bien sous forme de matières grasses que sous celle de polysaccharides plus ou moins complexes.

Or la transformation des sucres en substances grasses implique une perte d'oxygène, si nous supposons que nous partions du glucose $C^6H^{12}O^6$ pour aboutir à la trioléine



la formule rendant compte de cette transformation peut s'écrire .



la réaction aboutit à un dégagement de gaz carbonique supérieur au volume d'oxygène fixé, le quotient respiration $\frac{CO^2}{O^2}$ doit donc être modifié à ce

moment dans la graine et avoir une valeur nettement supérieure à l'unité, c'est ce qui se produit en

effet, comme nous le constaterons lorsque nous étudierons les variations que présentent les échanges gazeux en fonction des diverses réactions qui se produisent à chaque phase du développement d'un organe déterminé

Une démonstration plus directe de la formation sur place des huiles dans les graines a été donnée par PLEFFER, des graines de Pivoine, enlevées d'une capsule encore assez éloignée de sa maturité, et qui par conséquent ne recevaient plus aucune substance de l'extérieur, ont présenté une diminution de l'amidon préalablement formé et une augmentation correspondante de matières grasses

Enfin l'extract éthéré des feuilles d'un végétal dont les graines sont oléagineuses reste très sensiblement constant pendant que l'huile s'accumule dans ces dernières et diffère notablement par ses propriétés chimiques de la matière de réserve qui se constitue dans les graines.

Dans quel ordre se forment les deux composants des matières grasses, la glycérine et les acides gras et de quelle manière se produisent-ils ?

Il est tout d'abord digne de remarque que l'analyse des plantes ne permet pas de mettre en évidence la glycérine, FISCHER admet qu'elle trouve son origine dans le glucose avec, comme produits intermédiaires, la dioxyacétone ou l'aldéhyde glycérique, mais il s'agit d'une simple hypothèse à laquelle ne correspond aucun argument d'ordre expérimental.

Quant aux acides gras, ils paraissent, d'après les recherches d'IVANOW, exister à l'état libre dans les

premières phases du développement des graines oléagineuses, pour diminuer ensuite, l'indice d'acide passe, dans les graines de Colza, de 74,3 à 13,9 dans le premier mois, pour n'être plus enfin que de 9,4 au moment de la maturité des graines, il semble donc bien qu'il se constitue d'abord des acides gras aux dépens des sucres et que l'éthérification ne se produit qu'ensuite.

Les nombres suivants, donnés par RECHENBERG, nous donnent des renseignements analogues sur la quantité d'acides gras, ceux-ci sont surtout abondants dans les premiers stades de la formation des graines (les nombres sont rapportés à 100 de graisses)

	GRAINES	
	JEUNES	DEMI MURES
Chou-Rave	0,133	0,036
Chou-Navet	2,137	0,032
Caméline	2,070	0,324

Dans les graines de Lin, où les acides non saturés sont finalement abondants, on constate d'une manière analogue que l'indice d'iode va en s'élevant au cours de la maturation, passant de 120 à 175, les acides non saturés apparaissent donc comme dérivant d'acides saturés qui seraient les premiers à se produire.

Quant au mécanisme de la transformation des sucres en acides gras, on l'ignore absolument et on en est réduit à cet égard, comme pour la glycérine,

à des hypothèses, on a supposé par exemple que le glucose se transforme en aldéhyde glycérique, en acide lactique et aldéhyde acétique; deux molécules de ce dernier corps se condenseraient pour donner de l'aldéhyde sorbinique, ce dernier à son tour serait oxydé et se transformerait en un acide correspondant, qui pourrait de son côté aboutir par réduction à l'acide caproïque, trois molécules d'aldéhyde sorbinique aboutiraient par réduction partielle à de l'acide oléique et par réduction totale à de l'acide stéarique, mais ce sont là simples jeux de chimie organique

Nous supposons ici implicitement que les acides gras ainsi que la glycérine se forment sur place dans la graine, à partir des sucres qui arrivent à cet organe

5 Formation des substances grasses dans les fruits

La plupart des recherches relatives à la formation de l'huile dans le péricarpe de l'Olive ont conduit à des conclusions analogues. Dans une première période de développement, vers la fin de juin, le péricarpe ne contient que 1,4 % d'huile, puis, vers le 15 août, alors que le noyau présente un poids de 170 à 400 milligrammes, ce dernier poids étant à peu près le poids maximum, la teneur en huile est de 4 à 15 %, à la fin d'août commence une deuxième période, caractérisée par un accroissement rapide, elle se termine vers le début d'octobre, la teneur en huile est alors de 30 à 62 %, dans une troisième période, qui s'étend jusqu'au 15 novembre, on

observe une légère diminution du taux de l'huile qui peut s'abaisser à 50 %.

On a tout d'abord pensé que la formation de l'huile dans le péricarpe de l'Olive s'effectuait aux dépens de la mannite (DE LUCA, GERBER), on a reconnu depuis (HARTWICH et ULMANN, FUNARO) que la mannite n'existe qu'en très petite quantité dans la feuille de l'Olivier et qu'on n'en trouve dans le fruit que lorsqu'une grande quantité d'huile a déjà été élaborée, il semble donc bien que la mannite ne soit pas une substance primitive et qu'elle provienne, comme l'huile elle-même, de sucres réducteurs.

Comme dans les graines, le quotient respiratoire de l'Olive qui est d'abord inférieur à l'unité devient plus grand que quand l'huile se forme dans le péricarpe, pour reprendre une valeur plus faible que l'unité dans la dernière période.

A propos de l'Olive il y a lieu de signaler les conclusions de SCURTI, TOMMASI et FORNAINI, relatives à l'origine des acides gras, au lieu de les considérer comme se formant *in situ* aux dépens des sucres, les auteurs cités pensent qu'on est en présence d'une transformation d'un alcool supérieur, l'oléanol, $C^{31}H^{50}O^3$, qui prend naissance dans la feuille en même temps que les sucres et qui serait transporté dans le fruit, où il subit la transformation en matière grasse. Cet alcool cireux se retrouve dans le fruit vert au début d'août, puis on le voit diminuer en même temps qu'apparaissent des acides gras non saturés (oléique, linoléique) et des acides gras saturés (palmitique, stéarique).

existant à l'état libre, à la fin de septembre l'oléanol a disparu et l'huile est sensiblement pure

On voit que cette nouvelle hypothèse est tout à fait différente de celle que nous avons été amenés à admettre pour les graines, de nouvelles recherches établiront si elle est fondée et, dans ce cas, si elle doit s'étendre aux graines.

La remarque que nous avons faite à propos des substances sucrées s'accumulant dans les fruits s'applique au cas des substances grasses, on ne peut les considérer comme des matières de réserve, si ce terme correspond implicitement à des substances utilisées par la plante après leur formation

6 Formation de substances grasses dans d'autres organes

La présence d'huile en quantité assez considérable est un fait rare dans des organes autres que les précédents, mais les substances grasses peuvent s'y observer à un faible taux

Parmi les rhizômes on ne connaît guère que ceux du *Cyperus esculentus*, du *Bupleurum stellatum* et de *Parnassia* qui soient vraiment oleagineux, le premier contient jusqu'à 28 % d'huile, mais très généralement la teneur des rhizômes en huile est comprise entre 0,2 et 2 %, voici d'ailleurs quelques chiffres qui donnent une idée de la richesse en huile de divers organes souterrains

Rhizômes	{ <i>Polystichum Filix Mas</i>	6 %
	{ <i>Inula germanica</i>	9,6

Tubercules	{ Ciosne	0,18
	{ Betterave	1,82
Racines	{ Chicorée	0,20
	{ Carotte	3,82
Bulbes d'Oignon		2,08

La composition des huiles de ces organes est d'ailleurs assez semblable à celle des huiles de graines ou de fruits, celle qu'on extrait des rhizômes de *Cyperus esculentus* contient surtout de la trioléine, de la myristine, de la palmitine et de la stéarine. Il est bien vraisemblable que les huiles jouent dans les organes souterrains le même rôle de réserve que pour les graines, mais elles ont été peu étudiées au point de vue de leur formation comme à celui de leur utilisation.

Dans les tiges ligneuses ce sont ordinairement des sucres, surtout de l'amidon et des hémicelluloses, qui s'accumulent pour constituer des réserves, mais il arrive assez fréquemment que pendant l'hiver on observe une diminution dans la teneur de ces organes en amidon et qu'en même temps apparaissent des substances grasses, les branches de Tilleul peuvent aussi présenter une teneur en huile atteignant 10 % de la matière sèche, on a trouvé jusqu'à 50 % d'huile dans les tiges de *Juglans cinerea*; il s'agit encore de substances ayant la même constitution que celles des graines et formées essentiellement d'oléine, de palmitine et de stéarine.

Ces faits ont tout d'abord été établis par voie histologique, mais on a pu montrer par des analyses comparées, faites à diverses époques, que la quantité d'huile qui se forme ainsi correspond bien à la

quantité d'amidon qui disparaît, dans nos régions, c'est à partir de la fin d'octobre et pendant tout le mois de novembre que s'effectue cette transformation, et on peut constater qu'elle débute dans les parties périphériques chlorophylliennes des jeunes rameaux, il s'agit d'une transformation s'effectuant sur place, à l'intérieur de chaque cellule amyliacée, sans qu'il y ait transport de matière d'une cellule à l'autre, et on peut suivre au microscope les progrès de la transformation des grains d'amidon en gout-

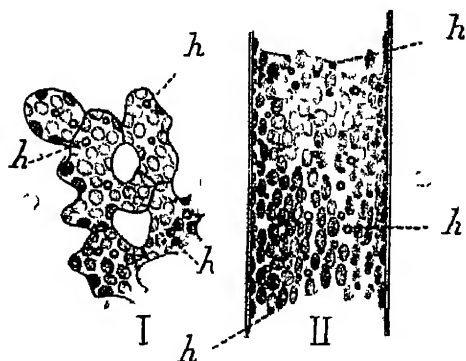


Fig 65 — Gouttelettes huileuses *h* s'observant dans les cellules chlorophylliennes de *Musa* (I) ou de *Vauchérie* (II)

telettes huileuses. Les feuilles persistantes, telles que celles des Conifères, présentent le même phénomène.

Les huiles sont abondantes dans les grains de pollen où elles existent côte à côte avec des substances sucrées, le pollen de *Typha latifolia* en contient 3,6 %, celui du Pin 10,6 %.

Les Thallophytes présentent aussi dans leurs cellules des substances grasses en assez grande quantité, qu'il s'agisse d'organes végétatifs ou d'organes de reproduction. On a observé dans les cellules chlorophylliennes de diverses Algues des gouttelettes d'huile disposées entre les chloroleucites, par exemple chez les Vauchéries (fig. 65) et le fait se retrouve dans les feuilles de plusieurs espèces de Phanérogames, il avait tout d'abord donné à penser que les huiles étaient élaborées par les feuilles pour émigrer ensuite vers les organes de réserve, que les matières grasses se comportaient ainsi tout à fait parallèlement aux sucres.

Les Champignons contiennent souvent des quantités appréciables de matières grasses, le plasmodium du *Fuligo septica* en possède 4 % de sa matière sèche; les nombres suivants, également rapportés à 100 de substance sèche, indiquent la teneur en huile présentée par les appareils sporifères du genre Bolet.

	HYMÉNIIUM	PARTIE SUPÉRIEURE DU CHAPEAU	PIED
<i>Boletus scaber</i> ,	5,81	4,07	3,51
— <i>edulis</i> ...	7,97	5,82	4,41
— <i>aurantiacus</i>	8,53	4,79	6,32

On a trouvé jusqu'à 30 % d'huile dans les scléroties du *Claviceps purpurea*; le *Steigmatocystis nigra* en contient 4,7 %.

Les substances grasses paraissent bien avoir ici

le même rôle de réserve que dans les graines et PERRIER a pu déterminer leur formation chez diverses Mucedinees à partir de substances sucrées ou d'acides organiques

Les levures se développant dans des milieux nutritifs favorables présentent une teneur en huile variant de 2 à 5 %, mais on a pu se demander s'il ne s'agissait pas ici, au moins dans certaines conditions, de substances correspondant à une dégénérescence et la même question s'est posée pour les Bactéries qui, elles aussi, présentent fréquemment dans leurs cellules des globules huileux amenant une teneur qui peut atteindre jusqu'à 24 %

B — LIPOIDES

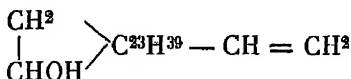
A côté des matières grasses proprement dites que nous venons de considérer, viennent se placer diverses substances ayant avec les précédentes une parenté chimique et des propriétés physiques analogues, on les désigne sous le nom de lipoides

C'est d'abord le cas des *lécithines*, qui sont encore des éthers de la glycérine, mais dans la constitution desquelles intervient d'une part le phosphore, d'autre part un noyau azoté nous en réservons l'étude, ainsi que celle des *phosphatides* et des *phytines*, à propos des substances azotées

Mais nous dirons ici quelques mots des *phyto-stérines*, phytocholestérines ou cholestérines végétales, qui sont très répandues chez les végétaux et qui sont extraites par l'éther en même temps que les substances grasses proprement dites,

Ce sont des substances ternaires, insolubles dans l'eau, solubles dans l'éther de pétrole, le chloroforme, l'alcool bouillant, elles peuvent être obtenues à l'état cristallisé, sous forme de fines aiguilles ou de lamelles, mais elles ne présentent pas la propriété d'être saponifiées et ce fait permet de les séparer des matières grasses.

Il s'agit, comme pour les cholestérines animales, de substances levogyres, dont la formule centésimale est voisine de $C^{27}H^{44}O$, et qui peuvent être représentées par le schéma suivant



dans lequel figure une fonction alcool secondaire.

Diverses propriétés rapprochent ces corps de la série des terpènes.

On connaît différentes réactions colorées des phytostérines, nous ne citerons que les suivantes. En présence d'acide sulfurique concentré, une solution chloroformique de phytostérine donne une coloration rouge sang, quelques gouttes d'une solution, même très étendue, dans de l'anhydride acétique, versées dans de l'acide sulfurique pur, donnent une coloration violette, passant bientôt au vert, de la phytostérine, mise en présence d'acide concentré et de perchlorure de fer, donne naissance, après addition d'eau, à une couleur rouge violette ou bleue violette.

Les phytostérines sont très répandues chez les végétaux, d'abord extraites des graines oléagi-

neuses ou des huiles qui en proviennent, elles ont été retrouvées dans tous les organes des plantes supérieures ainsi que chez les Thallophytes. On a pu en observer dans les graines de Betterave, de Lupin blanc, de la Vigne, dans les huiles de Mais, de Cocotier, de Sésame, d'Olive. Un grand nombre de ces substances ont été signalées dans les racines de rhizômes (daucostérine, taraxastérine, bryonol.), de même les feuilles, vertes ou non, en contiennent, de même que l'écorce de la tige.

L'ergostérine que TANRET a isolée de l'ergot de seigle est également une phytostérine, des substances semblables ont été reconnues dans beaucoup de Basidiomycètes (Amanites, Polypores, Lycoperdon, *Ustilago*), chez le *Mucor Mucedo* et diverses Bactéries.

Quant à leur signification physiologique, elle nous échappe actuellement.

On se rappelle que c'est à des substances lipodiques, telles les cholestérines, qu'OVERTON a fait appel pour établir sa théorie de la perméabilité de la membrane cytoplasmique à diverses substances dissoutes.

C — CIRES

Les végétaux sont capables de former des substances analogues à la cire des Abeilles et qui, bien qu'apparentées chimiquement aux substances grasses, en diffèrent par plusieurs caractères physiques et chimiques, il s'agit tout d'abord de corps qui ont une consistance beaucoup plus considé-

nable que celle des graisses, qui présentent un point de fusion sensiblement plus élevé et se dissolvent moins facilement dans l'alcool bouillant. On retrouve dans les cires des éthers neutres de la glycérine et d'acides gras saturés (palmitine, stéarine), mais il existe aussi des éthers correspondant à des alcools de poids moléculaire très supérieur à celui de la glycérine, par exemple l'alcool mélissique, $C^{30}H^{62}O$, l'alcool cétylique, $C^{27}H^{56}O$, et à des acides gras monobasiques (acides lignocérique, $C^{24}H^{48}O^2$, cérotique, $C^{25}H^{50}O^2$.), ou bibasiques (acide japonais), de plus, ces acides gras existent à l'état libre en quantité relativement considérable.

A ces différences d'ordre chimique viennent s'en ajouter de natures histologique et physiologique encore plus tranchées, les cires apparaissent d'une manière très générale à la périphérie des végétaux, elles sont liées à l'évolution de la membrane et plus particulièrement de la cuticule des cellules qui sont en contact avec l'air extérieur, elles constituent ainsi une sorte de revêtement à la surface des bourgeons, des feuilles ou des fruits, elles manquent par contre le plus souvent à la surface des organes souterrains ou submergés.

Les dépôts cireux qu'on observe à la surface des divers organes, et qui apparaissent comme anisotropes, sont insolubles dans l'eau, très peu solubles dans l'alcool bouillant, aisément solubles dans l'éther, par la chaleur elles se résolvent en gouttelettes, si on traite la cuticule de la feuille de Chou ou de plantes grasses, espèces particulièrement riches en ces formations, par de l'éther, on

obtient une solution qui, par évaporation, donne naissance à des cristaux en forme d'aiguilles ou de tablettes, on arrive à un résultat analogue par voie de sublimation.

L'observation microscopique directe des productions cireuses de la cuticule montre qu'il s'agit d'un revêtement extérieur à la cellule, présentant l'aspect d'une pellicule (*Ceroxylon*), de granules (*Eucalyptus*), ou encore de bâtonnets serres les uns entre les autres et dressés perpendiculairement à la surface de la cuticule (fig 66) (*Canne à sucie*, *Phragmites*) Dans certains cas (*Ceroxylon* ou *Palmer à cire*) on peut

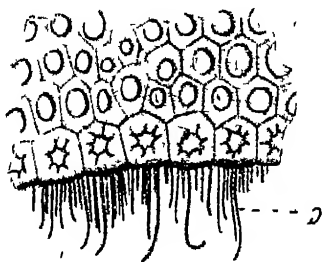


Fig 66 — Revêtement cireux *c* a la surface des cellules épidermiques de *Phragmites communis*

exploiter industriellement ces productions en les recoltant par grattage. C'est surtout chez les plantes xerophytes qu'elles sont répandues, que la sécheresse soit due directement à l'air et au sol, ou qu'elle soit réalisée par une grande concentration du milieu nutritif (plantes maritimes)

Imperméables à l'eau, les cires amènent une réduction considérable ou totale de la transpiration par voie cuticulaire, elles jouent évidemment le même rôle quand on les observe, comme cela a lieu pour les Conifères, dans l'antichambre des stomates.

Certaines plantes présentent d'autre part, sur leurs tiges ou leurs feuilles, des glandes secretant des substances cireuses (*Ficus*, *Caladium*, *Gymnogramme*, *Cheilanthes*) ; enfin, si les cires sont d'une manière très générale des productions superficielles, on connaît cependant certains cas où elles apparaissent à l'intérieur même des cellules, c'est ce qui arrive pour les fruits de certaines espèces de *Rhus*, de *Myristica Ocuba*, pour le latex du *Ficus ceriflua*, pour le parenchyme des tiges de plusieurs Balanophorées. Chez ces dernières plantes, la cire est quelquefois en assez grande quantité pour que la tige puisse être directement employée comme bougie, la *balanophorine* ne donne pas la réaction de l'acroleïne (il ne s'agit pas d'un glycéride), mais fournit une grande quantité d'acide palmitique.

Dans les fruits de *Rhus* la substance cireuse se trouve localisée à l'intérieur de cellules de la région moyenne du péricarpe, les cellules prennent l'aspect de cellules pierreuses.

CHAPITRE VI

ESSENCES; RÉSINES, LATEX

A — ESSENCES

1 Caractères généraux, composition chimique

C'est aux essences, qu'on rencontre fréquemment chez les végétaux, que ceux-ci doivent leur parfum, ces substances ont été aussi appelées *huiles essentielles*, parce qu'elles présentent avec les huiles grasses des caractères physiques communs, comme les huiles proprement dites, elles sont peu solubles dans l'eau, très solubles au contraire dans l'éther, la benzine, l'éther de pétrole, l'alcool, le chloroforme, elles apparaissent dans les cellules à l'état de gouttelettes réfringentes, mais elles se distinguent des huiles grasses en ce qu'elles sont très volatiles et qu'elles distillent facilement en présence de vapeur d'eau, cette propriété est d'ailleurs utilisée dans l'industrie pour l'extraction des essences

L'essence obtenue à partir d'une espèce végétale déterminée n'est ordinairement pas constituée par

une substance unique, mais par un mélange plus ou moins complexe de différents corps dont les principaux appartiennent au groupe des terpènes, on trouvera dans un volume de cette collection (1) tous les renseignements désirables à leur sujet et je me contenterai ici de donner, sous forme très condensée, la liste des différentes catégories de composés qui peuvent exister dans les essences

I. On rencontre tout d'abord très fréquemment des **carbures terpéniques** qui sont

a Des *terpènes* de formule $C^{10}H^{16}$ *bivalents*, tels que le pinène ou terébenthine et le camphène, le camphène hydraté donne un alcool, l'alcool isoborneol $C^{10}H^{18}O$, qui lui-même aboutit par oxydation à une cétone $C^{10}H^{16}O$ qui n'est autre chose que le camphre

b Des *terpènes* de formule $C^{10}H^{16}$ *quadrivalents* (sabinène, limonène, phellandrène)

c Des *sesquiterpènes* $C^{15}H^{24}$ (cadinène de l'ylang-ylang, caryophyllène)

d. Des *polyterpènes* $(C^{10}H^{16})^2$ et $(C^{10}H^{16})^3$

On trouve en outre dans les essences

II Des alcools et leurs éthers, ce sont

a Des *alcools terpéniques* de formule $C^{10}H^{16}O$ (myrténol, sabinol) ou $C^{10}H^{18}O$ (géraniol, nérol, linalol, thuyol, bornéol)

b Des *alcools sesquiterpéniques* (santalols, cédrool, camphre de cubèbe)

c. Des *alcools non terpéniques de la série grasse*

1) CHARABOT et GATIN *Le parfum chez les plantes* E S

(alcools méthylique, éthylique) et leurs éthers correspondant aux acides butyrique, myristique, salicylique, etc .

d. Des alcools non terpéniques de la série aromatique, tels que l'alcool benzylique, les monophénols (thymol), des diphénols (créosol), des éthers oxydes de phénols (gaiacol, eugénol)

III. Des aldéhydes qui sont également ou terpéniques (citral, citronellal) ou non terpéniques et appartiennent alors soit à la série grasse (depuis le formol jusqu'aux aldéhydes laurique et oléique), soit à la série aromatique (aldéhydes benzoïque, salicylique).

IV Des cétones terpéniques (le camphre du *Laurus camphora* qui est solide, le thuyone, le menthène) ou non terpéniques (acétone)

V Enfin des acides, les uns de la série grasse (depuis l'acide formique CH_2O_2 jusqu'à l'acide stéarique $\text{C}_{18}\text{H}_{36}\text{O}_2$), les autres de la série aromatique (acides benzoïque, cinnamique, salicylique, anisique), sans parler des composés azotes et sulfurés que nous retrouverons ailleurs

2 Localisation des essences

On peut trouver ces huiles essentielles dans les différents organes d'une plante supérieure, la feuille, la fleur, l'écorce, la racine, le fruit, la graine, un certain nombre de réactions microchimiques sont communes aux essences et aux huiles grasses, c'est ainsi qu'elles réduisent l'acide osmique, fixent la teinture d'alkanna et de Soudan III et présentent,

nous l'avons vu, un certain nombre de dissolvants identiques, mais elles se distinguent facilement des huiles grasses en ce qu'elles disparaissent dans un tissu par la chaleur (100° — 110°) et qu'elles ne présentent pas ordinairement la formation de savon en présence d'une solution alcoolique de soude, sous l'action des vapeurs d'acide chlorhydrique les essences se rassemblent en gouttelettes d'un jaune d'or qui ne tardent pas à disparaître, alors que les huiles prennent une coloration jaune orangée et persistent dans les tissus, toutes ces réactions n'ont d'ailleurs pas un caractère très nettement différentiel.

Les essences peuvent se rencontrer dans des cel-

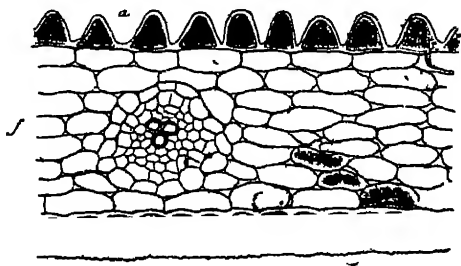


Fig 67 — Coupe transversale d'un pétale de *Rosa centifolia*, traitée par l'acide osmique au $1/200^{\text{e}}$, les cellules épidermiques contenant de l'essence ont réduit l'acide osmique

lules qui ne présentent pas un caractère spécial, et c'est en particulier le cas des cellules épidermiques de pétales (fig 67) ou d'écaillés de bourgeons, mais très souvent aussi les cellules épidermiques conte-

olvants
ent des
ans un
e pre-
von en
, sous
ne les
jaune
que les
gée et
ctions
nt dif-
es cel-

nant des huiles essentielles sont différenciées
poils sécréteurs (fig 68) Ces pro-
ductions sont assez variées dans le
détail, mais, d'une manière essen-
tielle, les poils sécréteurs sont
constitués par une file de cellules
ordinaires, se terminant par une
ou plusieurs cellules glandulaires,
ordinairement plus volumineuses
que les précédentes, c'est à l'inté-
rieur de ces cellules renflées que
se constitue l'essence, on observe
très fréquemment de telles pro-
ductions chez les Labiées et les
Composées L'essence peut se
maintenir à l'intérieur des cellules
elles-mêmes, mais souvent aussi
elle se rassemble entre la partie
cellulosique de la membrane externe et la cutic



Fig 68 —
glanduleu
Tomate, la
gion glandul
terminale
constituée p
cellules

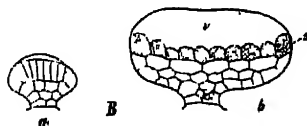


Fig 69 — Glande d'une feuille
de Cassia

A, état jeune, B, état adulte, *z*, cel-
lules sécrétrices dont le produit se
rassemble en dessous de la cuti-
cule *c* qui est de ce fait surélevée

correspondante ;
se constitue ai
une sorte de poe
(fig 69) et, lorsq
celle ci se gon
beaucoup par su
de la gelification
la cellulose et
bondance de la
crétion, la cutic
peut arriver à
rompre

A côté de cette première forme particulière

simple du tissu sécréteur il existe chez les plantes supérieures des appareils plus complexes, correspondant à une sécrétion qui s'effectue au dehors des cellules, mais à l'intérieur de cavités se formant dans les différents membres de la plante, si ces cavités sont à peu près sphériques, il s'agit de *poches sécrétrices*, si au contraire elles sont nettement allongées suivant l'axe de l'organe, elles constituent des *canaux sécreteurs* (fig 70), dans l'un et

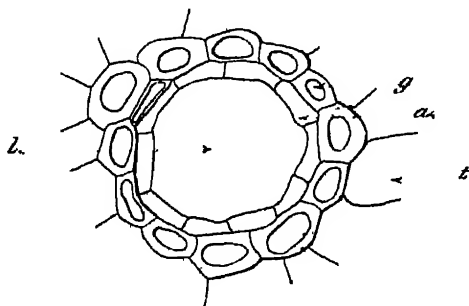


Fig 70 — Canal sécréteur d'une feuille de *Pinus maritima*, cavité l bordée par les cellules sécrétrices a, autour desquelles s'est constituée une gaine g de cellules à parois épaissies

l'autre cas la cavité résulte d'un méat qui s'est formé entre les cellules sécrétrices et qui va s'agrandissant au fur et à mesure que les cellules glandulaires qui le bordent se multiplient et s'accroissent. C'est là du moins le mode de formation dit *schizogène* qu'on reconnaît aux poches sécrétrices ou aux canaux sécreteurs d'un certain nombre d'espèces végétales (*Myoporum*, Conifères) (fig 71), dans d'autres cas le développement que nous venons d'indiquer

n'existe qu'au début et bientôt les cellules sécrétrices de bordure se résolvent entièrement en une

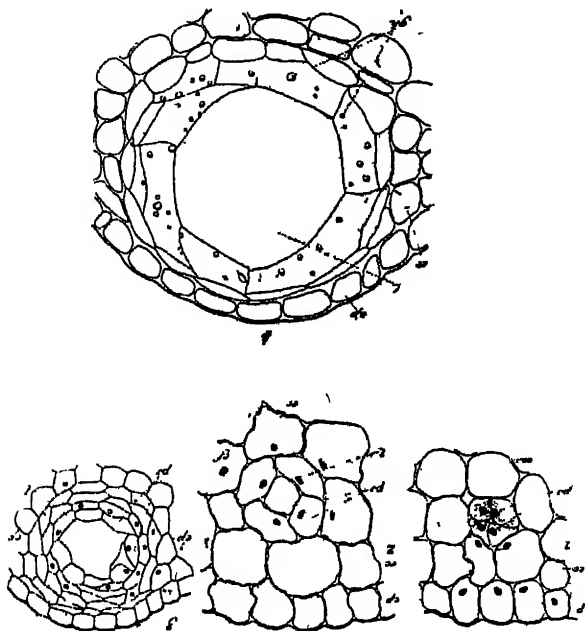


Fig 71 — Développement schizogène d'un canal sécréteur
 masse mucilagineuse, il s'agit alors d'un mode *lyso-*
gène de formation des cavités sécrétrices (Rutacées,
 Diptérocarpées) (fig 72)

3 Formation, rôle physiologique des essences

On a longtemps considéré les huiles essentielles comme des produits de pure excretion de la plante,

sans d'ailleurs fournir en faveur de cette opinion d'argument décisif, les travaux de CHARABOT et de ses collaborateurs nous ont apporté par contre des documents intéressants sur le rôle possible des substances en question

Voyons tout d'abord comment se comportent les

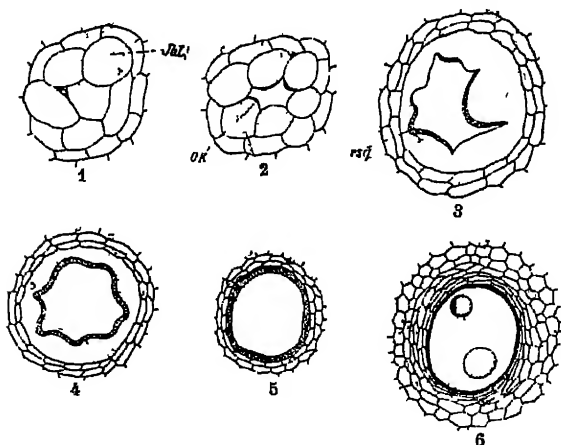


Fig 72 — Développement schizolysigène d'une poche sécrétrice du Citron.

essences au cours de la végétation, où elles se forment et comment elles se répartissent entre les différents organes. Considerons avec CHARABOT et LALOUÉ une plante annuelle, le Basilic, au début de juillet on constate que les feuilles sont plus riches en essence que la tige et que les feuilles les plus jeunes en contiennent déjà, le 21 juillet, au début de la floraison, c'est au contraire la tige qui contient le plus d'essence, la racine n'en contient pas et

n'en contiendra jamais trace. A la fin d'août, alors que la floraison est avancée, la proportion d'essence diminue dans les parties vertes et d'une manière moins sensible dans les inflorescences ; au total la quantité absolue d'essence a diminué à ce stade alors qu'il avait augmenté au précédent. Enfin vers le 15 septembre, époque à laquelle les graines mûrissent, la proportion d'essence a augmenté à nouveau dans les parties vertes et diminué dans les inflorescences.

Tout se passe donc comme si l'essence se produisait dans la feuille, émigrerait vers les organes floraux et était en partie utilisée au moment de la floraison, les substances que nous envisageons auraient un mode de formation et de migration rappelant celui des hydrates de carbone.

Si maintenant nous considérons avec CHARABOT les modifications que subit une essence végétale dans sa composition au cours du développement et dans les divers organes, nous arrivons encore à des résultats intéressants, adressons nous par exemple à la Menthe poivrée dont l'essence est constituée par un alcool secondaire, le menthol, et la cétone correspondante, la menthone.

L'essence fournie par les feuilles est d'abord riche en menthol, mais cet alcool s'éthérifie progressivement dans les feuilles, dans les inflorescences nous trouvons une essence où il n'existe que peu d'éthers du menthol, mais cet alcool diminue peu à peu pour être remplacé par la menthone, l'alcool subit donc une éthérification dans les feuilles, une oxydation dans les inflorescences.

Toutes les influences qui favorisent le phénomène de l'assimilation chlorophyllienne apparaissent d'ailleurs comme favorisant également l'étherification des alcools terpéniques (sécheresse de l'air, lumière intense)

Ces faits, on le voit, posent nettement la question de l'utilisation possible des essences par la plante, CHARABOT et HÉBERT ont cherché à préciser ce point important de physiologie en observant ce qui se passe dans le Basilic lorsqu'on vient à le placer à l'obscurité après lui avoir permis de produire de l'essence à la lumière, alors que des plantes témoins, maintenues à la lumière du début de juillet à la fin d'août, fabriquaient 220 milligrammes d'essence, celles qui étaient à l'obscurité pendant cette période subissaient au contraire une perte de 12^{mm}5 en huile essentielle, il y a donc consommation de cette dernière à l'obscurité et on peut d'ailleurs constater que ce sont surtout les composés terpéniques qui disparaissent

De même CHARABOT et HÉBERT ont pu montrer que les organes végétatifs de la Menthe poivrée demeurent plus riches en essence lorsqu'on coupe les inflorescences au fur et à mesure de leur formation, ce qu'on peut expliquer par le fait qu'on a précisément supprimé les organes consommant le plus d'huile essentielle pour leur fonctionnement.

Tous ces faits, s'ils ne nous démontrent pas d'une manière définitive le rôle physiologique des essences, montrent du moins que nous sommes en présence de substances ne se formant pas partout *in situ*, mais présentant une circulation au cours de

laquelle elles sont modifiées chimiquement; l'ensemble des expériences que nous venons de relater s'explique mieux par une utilisation possible des essences que par la nature de produits d'excrétion qu'on leur a tout d'abord attribuée

B — RÉSINES

Aux essences se rattachent physiologiquement et chimiquement une série de substances groupées sous le nom de résines, il s'agit de corps solides ou semi-solides, jaunes ou d'un jaune brun, insolubles dans l'eau, solubles dans l'éther et le sulfure de carbone, les uns sont entièrement solubles dans l'alcool (colophane, sandaraque), d'autres ne le sont qu'en partie (mastic), d'autres encore y sont presque insolubles (copal). Le plus souvent les résines sont associées aux essences dont elles proviennent par oxydation, elles forment ainsi une solution dans les huiles essentielles, lorsque la quantité d'essence ainsi associée aux résines est assez considérable on est en présence d'*oléorésines*, le type en est la térébenthine des Conifères qui exsude par incision des troncs de Pins, l'oléorésine abandonnée à l'air perd peu à peu par évaporation l'essence de térébenthine qu'elle contient, la substance prend une consistance solide et constitue la colophane, on opère industriellement cette séparation en distillant la térébenthine en présence de vapeur d'eau qui entraîne l'essence.

Mais il existe tous les degrés entre une telle oléorésine typique et des résines qui ne sont asso-

ciées qu'à une petite quantité d'essence, c'est ainsi que les mastics du Lentisque (*Pistacia Lentiscus*) que mâchent les Orientaux, la résine d'Aloès, la résine de Copal des *Hymenaea* (Légumineuses) sont des résines presque pures

La transformation des essences en résines correspond à une oxydation plus énergique que celle que nous avons vu se produire dans la transformation des carbures terpéniques en camphre, il y a formation d'*acides résiniques* et les résines des Conifères et des Césalpiniées apparaissent comme constituées par de tels acides

D'autre part un grand nombre de résines donnent à l'hydrolyse des substances phénoliques ayant le caractère d'alcools et présentant les réactions des tannins; Tschirch les a désignées sous le nom de *résinotannols*, les résines correspondantes sont constituées par leurs éthers, enfin une partie des résines est formée par des matières insolubles dans les alcalis, très résistantes, ayant avec les phytostérines un grand nombre de réactions communes, ce sont les *résènes*

Les substances fluides ou semi-fluides à la température ordinaire qu'on a groupées sous le nom de *baumes* sont constituées par des éthers des résinotannols correspondant à des acides de la série aromatique, l'acide benzoïque pour le benjoin, l'acide cinnamique pour le baume de tolu etc.

Les baumes peuvent d'ailleurs être associées à des résines (*gommes-résines*), c'est le cas pour la myrrhe, l'encens, le galbanum, la gomme-ammoniaque

Les propriétés de solubilité peuvent être utilisées dans la recherche microchimique des résines, celles-ci se colorent d'autre part en rouge en présence de la teinture d'alkanna, comme le font les essences, elles prennent une coloration d'un vert émeraude en présence d'acetate de cuivre, comme les matières protéiques, elles donnent naissance à une coloration rouge rosé en présence de saccharose et d'acide sulfurique

La localisation des résines est exactement la même que celles des huiles essentielles et il y correspond la même série de cellules ou d'appareils sécréteurs

Les résines nous apparaissent comme des substances d'excretion et leur production a partir des essences a été généralisée expérimentalement par les travaux de PATERNO qui a montré qu'on obtient des produits résineux en faisant agir la lumière sur divers carbures d'hydrogène, sur des cétones, des aldehydes etc

C — LATEX

On désigne sous ce nom le liquide laiteux qui s'écoule de la section pratiquée dans les divers organes de certaines plantes et qui s'y trouve contenu à l'intérieur d'appareils très particuliers, les *laticifères*; ces productions diffèrent essentiellement des canaux sécréteurs en ce qu'il ne s'agit plus d'un espace intercellulaire dans lequel se déversent les produits que nous venons de considérer, mais de cellules géantes, pouvant avoir la

même longueur que le végétal même qui les forme, très ramifiées et ne présentant jamais de membrane transversale, on a calculé que dans le Mûrier un unique laticifère peut avoir un développement de

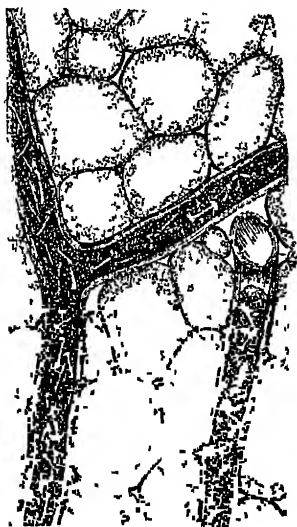


Fig 73 — Tubos laticifères / de l'*Euphorbia splendens*, le latex contient des grains d'amidon présentant la forme d'haltères

plusieurs centaines de mètres, ce sont donc des éléments plurinucléés à structure continue, ils apparaissent de très bonne heure dans le développement de l'embryon qui en contient déjà le nombre définitif, à partir d'un stade très jeune il ne s'opère plus qu'une ramification et un allongement de chaque laticifère primitif (CHAUVEAUD)

On trouve de telles productions dans les Euphorbiacées (*Euphorbia*, *Hevea*) (fig 73), les Urticées (*Ficus*, *Morus*, *Castilloa*), les Apocynées (*Nerium Oleander*), les Asclepiadées (*Asclepias*)

Chez d'autres plantes, appartenant aux familles des Campanulacées, Liguliflores, Convolvulacées, Sapotées, Papayées, Papaveracées, Aroïdées, Musacées, les laticifères ne présentent pas la structure

continue primitive des précédents, mais sont constituées par des files de cellules allongées dont les membranes transversales de séparation se résorbent de bonne heure et qui ont, au point de vue de leur développement, un certain rapport avec les tubes criblés; ces derniers laticifères offrent fréquemment des anastomoses transversales (fig 74)

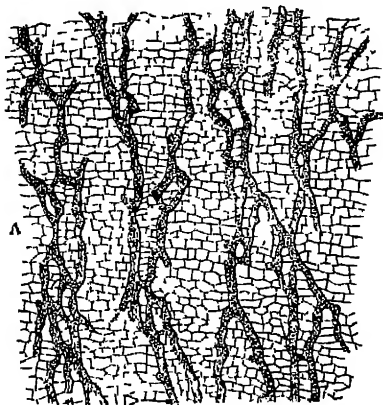


Fig 74 — Laticifères de *Scorzonella* associés en réseau

Le contenu des laticifères a une composition très complexe et éminemment variable, ordinairement blanchâtre, il peut être riche en résine (*Euphorbia resinifera*) ou présenter une abondante émulsion de carbures d'hydrogène dont l'ensemble constitue le caoutchouc; il s'agit alors de substances ayant la formule $(C^{10}H^{16})_n$ c'est à dire de polyterpènes. La gutta percha de *Isanandia gutta* est constituée également par des carbures d'hydrogène, mais auxquels s'adjoignent des produits d'oxydation. Les

particules formant ces émulsions ont, suivant les espèces végétales, des dimensions assez variables, pouvant atteindre, dans certains cas, plusieurs μ de diamètre, ou bien, au contraire, se trouver à la limite de la visibilité au microscope ordinaire

Mais, à côté de ces substances rattachant les latex aux produits précédemment envisagés, on trouve dans ces liquides les matières les plus variées. Le calcium et le magnésium sont ordinairement abondants dans leurs cendres, on a signalé plusieurs acides organiques (formique, acétique, malique, oxalique) ainsi que divers acides gras, ordinairement sous la forme de sels calcaires, les sucres y sont souvent présents (glucose, gommes, pectines), il n'est pas rare d'y observer des grains d'amidon, c'est ainsi que le latex de l'*Euphorbia splendens* contient de nombreux grains d'amidon ayant la forme d'haltères (fig 73), la cire y a été souvent signalée, ainsi que des tannins, enfin il s'y rencontre des matières azotées, substances protéiques et acides aminés, ainsi que diverses diastases.

C'est ainsi que le caoutchouc brut, qui s'écoule d'incisions pratiquées dans plusieurs plantes tropicales et qui se coagule à l'air, est constitué par un mélange complexe de caoutchouc pur, de résine, de sucres, de protéines, de graisses et de sels, c'est après des lavages à l'eau, à l'alcool et à l'éther, dissolution dans le chloroforme et précipitation par l'alcool qu'on en retire le caoutchouc proprement dit

Nous n'avons aucune donnée expérimentale relative au rôle physiologique des laticifères et les

diverses opinions émises à ce sujet sont basées sur la composition du liquide qu'ils contiennent, or si certaines substances (cires, résines, caoutchouc) paraissent bien constituer des substances d'excrétion, il a paru difficile à plusieurs auteurs de considérer les sucres, l'amidon, les graisses, les matières protéiques contenues dans le latex comme ne prenant plus aucune part aux échanges nutritifs, peut-être le latex est-il à la fois un liquide d'excrétion et de réserve; de nouvelles recherches sont nécessaires pour en décider

CHAPITRE VII

NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES VÉGÉTAUX DÉPOURVUS DE CHLOROPHYLLE

Nous avons vu dans les chapitres précédents comment les plantes vertes sont capables de fabriquer leurs matières ternaires aux dépens du carbone du gaz carbonique de l'air; ces végétaux utilisent ainsi une source minérale de carbone, et l'énergie, qui leur est nécessaire pour élaborer leur substance vivante, est empruntée aux radiations solaires, à ce point de vue les plantes vertes forment un groupe d'êtres vivants profondément spécialisé. Si on excepte les quelques organismes dépourvus de chlorophylle et qui présentent une assimilation chimiosynthétique du gaz carbonique (p 226), toutes les plantes non vertes et l'ensemble des animaux ont une nutrition carbonée qui se trouve dépendre de l'existence des végétaux chlorophylliens, nous les avons appelés des êtres *hétéotrophes*, les plantes de cette catégorie sont représentées avant tout par les Champignons et les Bactéries.

C'est un fait d'observation banale que les matières organiques provenant des végétaux ou des animaux sont plus ou moins rapidement transformées par le développement de différents organismes, les crottins des animaux présentent une flore microscopique qui est en rapport avec leur nature et qui varie d'ailleurs au cours même de la transformation du substratum qui s'opère par échelons; de même des fruits, des feuilles, des brindilles de bois tombées à terre fournissent à différents Champignons et Bactéries les aliments carbonés qui leur sont nécessaires, il n'est pas jusqu'à des substances paraissant particulièrement rebelles à une transformation chimique, telles que des plumes, des cornes animales qui ne soient attaquées par certains microorganismes, on se trouve en présence d'un monde végétal excessivement riche en espèces et en individus et qui nous offre des relations souvent très étroites entre la nature spécifique de leurs représentants et la nature chimique du substratum sur lequel ils se développent

Toutes les plantes vivant ainsi aux dépens de matières organiques mortes sont qualifiées de *saprophytes*, on les oppose ainsi à d'autres organismes hétérotrophes incapables de se nourrir autrement qu'à partir de matériaux existant dans les cellules vivantes elles-mêmes, il s'agit alors de *parasites*; beaucoup de Bactéries et de Champignons sont ainsi parasites soit des plantes, soit des animaux; la notion de maladies provoquées par les bactéries chez les animaux supérieurs et en particulier chez l'homme est devenue banale depuis les

travaux de Pasteur (charbon, fièvre typhoïde, cholera, diphtérie), mais les Champignons eux aussi peuvent se comporter comme des agents pathogènes pour les animaux, qu'il nous suffise de citer les *Cordiceps*, les Laboulbéniciées, les Entomophthorées attaquant de nombreux insectes, de même des groupes entiers de Champignons (Uredinées, Ustilaginées, Péronosporées) sont constitués par des parasites des végétaux supérieurs

Enfin la nutrition carbonée s'effectuant à partir de matériaux organiques peut exister par le fait d'associations réalisant une *symbiose*, les rapports physiologiques sont alors tels que les deux êtres bénéficient de leur association, c'est ce qui se trouve réalisé dans les Lichens, constitués par un Champignon vivant en commun avec une Algue, cette dernière présente le phénomène de photosynthèse et cède une partie des matériaux qui en résultent au Champignon qui la protège de son côté contre la dessiccation

Les mycorhizes sont de la même manière constituées par un complexe de racines et de filaments mycéliens de Champignons, nous reviendrons sur ces importantes questions lorsque nous envisagerons les rapports existant entre les différents êtres vivants.

Pour le moment, notre unique préoccupation est de chercher à établir quelles sont les sources organiques de carbone des différents végétaux hétérotrophes, mais une telle étude physiologique implique qu'on puisse fournir à un être déterminé un milieu de composition chimique défini, sans

que d'autres organismes viennent se développer en même temps que celui dont on fait l'étude, il est nécessaire, en d'autres termes, de pouvoir effectuer des *cultures pures* des divers microorganismes, leur emploi permet de définir les facultés alimentaires de ceux-ci avec la même sécurité qu'il permet de rapporter à une unique espèce les différents aspects morphologiques qu'elle peut présenter

Les techniques employées actuellement pour effectuer des cultures pures de microorganismes ont été établies par les recherches si fécondes de PASTEUR, et il n'est pas inutile de rappeler à cette place à la suite de quelles préoccupations elles se trouvent avoir été fondées

A. — HISTORIQUE DE LA QUESTION DES GÉNÉRATIONS SPONTANÉES

Nous venons de dire que toute matière organique abandonnée à l'air est le siège de modifications liées au développement d'êtres vivants, mais quelle est l'origine de ceux-ci ? On a cru longtemps qu'il s'agissait d'une génération spontanée, les êtres en question, suivant cette doctrine, devaient prendre naissance aux dépens de la matière organique, sans provenir d'êtres antérieurement existants

Dans toute l'antiquité et au moyen âge, c'était une croyance très répandue que des animaux tels que les anguilles, les souris, étaient engendrées par la décomposition de la vase des rivières ou celle de linges sales, Virgile nous parle de la génération

spontanée des essaims d'abeilles, de même les mouches ou les différents insectes qui sortent des viandes putréfiées étaient considérés comme produisant naissance par le fait même de la décomposition. Il faut arriver au XVII^e siècle pour trouver une réaction contre cette manière de voir, c'est ainsi que REDI montra que les viandes, bien qu'exposées à l'air, ne produisent plus d'asticots et, par suite, plus de mouches adultes si on a soin d'empêcher les mouches de se poser à leur surface et d'y déposer leurs œufs, il suffit pour cela de leur opposer comme barrière une mousseline suffisamment fine. C'était la démonstration que toute mouche dérive d'un œuf et qu'il n'y a pas de génération spontanée pour ces animaux, cette expérience, et d'autres semblables, minèrent la doctrine généralement admise, et c'en aurait été fini d'elle si l'invention du microscope par LEUWENHOEK, à la fin du XVII^e siècle, n'était venue la poser à nouveau, non plus pour des êtres élevés en organisation comme ceux dont il s'agissait primitivement, mais pour le nouveau monde vivant qui était révélé aux naturalistes.

La facilité et la rapidité avec laquelle les micro-organismes se développent dans une matière organique donna à nouveau à penser qu'ils provenaient peut-être directement de cette matière, NEEDHAM (1748) vint donner à cette manière de voir un argument expérimental, de l'eau était introduite avec des fragments de viande dans un flacon de verre hermétiquement bouché, et le tout était soumis à une température assez élevée de manière à tuer

tous les organismes existant au début, or on pouvait observer que dans le flacon refroidi il se produisait cependant une putrefaction, et qu'on y pouvait déceler une multitude d'êtres vivants microscopiques, il fallait donc bien admettre, d'après NEEDHAM, que ceux-ci avaient pris naissance par génération spontanée aux dépens de la matière organique

Cette première expérience relative à la question de la génération spontanée des microorganismes a été le point de départ de toute une série d'autres qui devait aboutir, par des perfectionnements successifs de la technique, à montrer au contraire que les infiniment petits, aussi bien que les souris ou les mouches, dérivait nécessairement de germes antérieurs

SPALLANZANI reprit, en 1765, l'expérience de NEEDHAM et il la modifia en chauffant plus longtemps la matière organique enfermée dans un flacon, dans ces conditions, il réussit à empêcher toute putréfaction ultérieure, les conditions réalisées par NEEDHAM avaient donc été insuffisantes pour tuer tous les germes existant au début dans le flacon, mais NEEDHAM objecta que SPALLANZANI, en portant la matière organique à une température relativement élevée, modifiait la nature de celle-ci et la rendait impropre à la génération spontanée, nous allons retrouver une objection de même nature au cours de la lutte expérimentale qui va suivre à propos de la question capitale de l'origine des microorganismes

F SCHWITZER, en 1836, modifie l'expérience de

SPALLANZANI, de manière à pouvoir renouveler l'air au dessus de la matière organique et répondre ainsi à un second reproche fait au mode opératoire précédent ; de la viande était encore introduit avec de l'eau dans un flacon dont le col était bouché, mais laissait passer deux tubes communiquant avec l'air intérieur, l'un de ces tubes était en relation avec un tube contenant de l'acide sulfurique, l'autre avec un tube semblable rempli de potasse, le liquide était porté à l'ébullition, puis, après refroidissement, on renouvelait l'air de temps en temps en aspirant par le second tube, on n'observait aucune fermentation, SCHULTZE en conclut que les germes préexistants dans la viande avaient été détruits, et que ceux qui auraient pu être introduits avec l'air aspiré étaient tués par leur contact avec l'acide sulfurique.

SCHWANN (1837) montra, de son côté, qu'on arrive aux mêmes résultats en portant l'air qui est aspiré dans le flacon à une température assez élevée (350° environ) à l'aide d'un bain constitué par un alliage en fusion, dans lequel est introduite une région recourbée de chacun des tubes traversant le bouchon.

Mais l'acide sulfurique ou la température de 350° ne modifiaient-ils pas encore certaines propriétés de l'air ? SCHNÖDER et DUSCH (1854) remplacèrent ces deux procédés de destruction des germes de l'air par du coton tassé à l'intérieur de tubes servant à l'aspiration et réussirent de la sorte à empêcher la putréfaction de substances organiques préalablement chauffées.

Malgré tous ces faits et à cause de l'imperfection des méthodes employées qui ne réussissaient pas à coup sûr, la question n'était pas encore complètement résolue et il restait à montrer que des germes existaient bien dans l'air, et que c'était bien à eux que revenaient les phénomènes de putrefaction. C'est à la suite de la lutte scientifique qui s'établit entre POUCHET et PASTEUR dans la dernière moitié du XIX^e siècle que la question fut définitivement tranchée.

POUCHET chercha à démontrer expérimentalement l'existence de la génération spontanée par une série d'expériences dont le type est la suivante, de l'eau pure était introduite dans un flacon, elle était portée à l'ébullition et le flacon était renversé sur le mercure, on y faisait arriver un certain volume d'air préparé artificiellement à partir d'oxygène et d'azote, dans un autre flacon était placée une boulette de foin mouillé qui était ensuite portée à 100° pendant 20 minutes; la boulette était ensuite introduite avec son flacon dans le mercure, le flacon était débouché et la boue de foin pouvait ainsi, sans entrer en contact avec l'air, être introduite dans l'eau du premier flacon, or, au bout de quelques jours, il était aisé d'observer de nombreux microorganismes dans le liquide. Cependant il n'avait pu, semblait-il à POUCHET, s'introduire aucun germe provenant de l'air, et ceux qui existaient auparavant dans le foin avaient été détruits par la chaleur.

Ce fut une des gloires de PASTEUR de montrer que cette expérience, comme toutes celles qui plaidaient

en faveur de la doctrine de la génération spontanée, présentait des causes d'erreurs, admettant, ce qui n'est même pas exact, que les précautions touchant la possibilité de pénétration des germes par l'eau, le foin et l'air étaient suffisantes, PASTEUR établit que la mercure, ainsi que la main de l'opérateur, constituaient des voies par lesquelles des germes pouvaient s'introduire. Puis il institua toute une série d'expériences par lesquelles il arriva à établir sans conteste qu'il existe des germes dans l'air, qu'une matière organique reste stérile si ces germes n'arrivent pas à son contact, et qu'elle fermente au contraire si elle vient à êtreensemencée par un de ces germes.

Pour démontrer l'existence de microorganismes dans l'air, PASTEUR détermina une aspiration d'air pendant quelques heures dans un tube fermé par une bourre de coton-poudre, la coloration noire que prenait celle-ci témoignait déjà qu'elle avait arrêté des poussières, si on venait à dissoudre le coton-poudre dans de l'éther on pouvait, par un examen microscopique, s'assurer qu'une partie du dépôt était constitué par des êtres organisés, Bactéries, spores de Champignons, grains de pollen, etc.

D'autre part PASTEUR réalisa à nouveau l'expérience de SCHULZE dans la forme que lui avait donnée SCHWANN, mais d'une manière suffisamment rigoureuse pour qu'elle ne présente pas d'insuccès. Un ballon à long col contenait de l'eau dans laquelle on avait fait infuser une matière organique et on lui ajustait un tube de platine qu'on pouvait porter au rouge, le liquide était porté à l'ébullition, les

germes qu'il contenait étaient ainsi détruits et la vapeur d'eau qui se dégagait chassait l'air et les poussières qu'il pouvait contenir. Pendant le refroidissement de l'air rentrait, mais après avoir subi l'action d'une haute température dans le tube de platine, le col du ballon était alors scellé à la lampe et le liquide qu'il contenait se maintenait indéfiniment limpide, ce qui est un signe de l'absence de développement d'organismes microscopiques.

En reprenant ce ballon au bout d'un temps suffisamment long PASTEUR montra que l'introduction à son intérieur de coton ayant arrêté les poussières de l'air déterminait rapidement un trouble dans le liquide et qu'on pouvait observer dans celui-ci de nombreux êtres vivants.

Il est d'ailleurs possible de se mettre à l'abri des poussières de l'air autrement qu'en opérant une calcination de l'air, opération qui constituait encore une objection de la part des partisans de la génération spontanée, il suffit de faire bouillir une infusion dans un ballon dont le col allongé a été coude un certain nombre de fois, après l'ébullition l'air normal rentre dans le ballon, mais il ne s'opère pas de contamination du liquide parce que les poussières sont arrêtées par les parois de la région sinueuse, vient-on au contraire, lorsque le liquide est resté stérile suffisamment longtemps, à amener celui-ci en contact avec la paroi recourbée, on ne tarde pas à constater un développement de microorganismes.

Enfin PASTEUR montra que des liquides organiques, tels que du sang, de l'urine, du lait, peuvent

rester indéfiniment stériles si on les recueille dans des vases stérilisés au préalable par la chaleur et en se mettant, par des précautions appropriées, à l'abri de toute contamination de la part de l'air, on n'y observe aucun être vivant et on n'a fait intervenir ici aucune opération qui puisse modifier ni le liquide en question, ni l'air qui se trouve à son contact.

La doctrine d'une génération spontanée, se produisant dans les conditions actuelles, se trouvait donc infirmée; mais, à côté de cette importante conclusion théorique des travaux de PASTEUR, il découlait de ceux-ci, et c'est le point qui nous intéresse particulièrement ici, un ensemble de méthodes permettant l'étude morphologique et physiologique des êtres hétérotrophes microscopiques.

B — METHODES GÉNÉRALES DE CULTURE DES MICROORGANISMES

Supposons tout d'abord, le cas est bien rarement réalisé dans les conditions naturelles, que nous soyons en présence d'un milieu dans lequel ne soit développée qu'une unique espèce de Bactérie ou de Champignon, il s'agit d'en faire des cultures dans des conditions telles que l'espèce en question reste isolée, c'est à dire d'éviter toute contamination de la part des nombreuses espèces dont les germes peuvent exister sur la paroi des vases, dans les substances qui serviront à constituer le milieu nutritif, dans l'air enfin.

1 Stérilisation des vases et des milieux de culture

L'expérience a montré que tous les germes sont détruits à 170° au bout de 30 à 45 minutes à la sur-

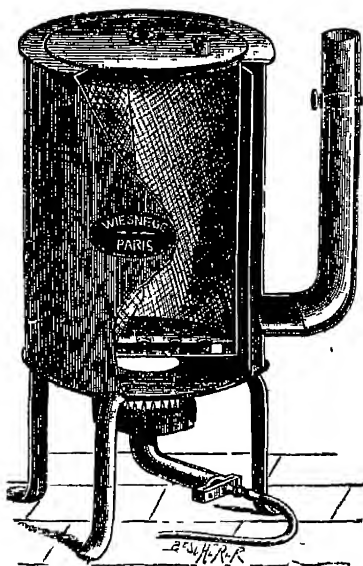


Fig. 75. — Four à flamber la verrerie destinée à la culture des microorganismes

face d'objets placés dans de l'air sec, on introduit donc la verrerie qui doit être utilisée dans un four (fig 75) qu'on peut porter à la température en question, après avoir obturé les orifices des tubes, ballons, etc. à l'aide d'un tampon d'ouate qui se trouve ainsi stérilisé en même temps que les vases

Les milieux de culture, qui peuvent être très variés, sont stérilisés après leur introduction dans les vases précédents, à la température de 120° , mainte-

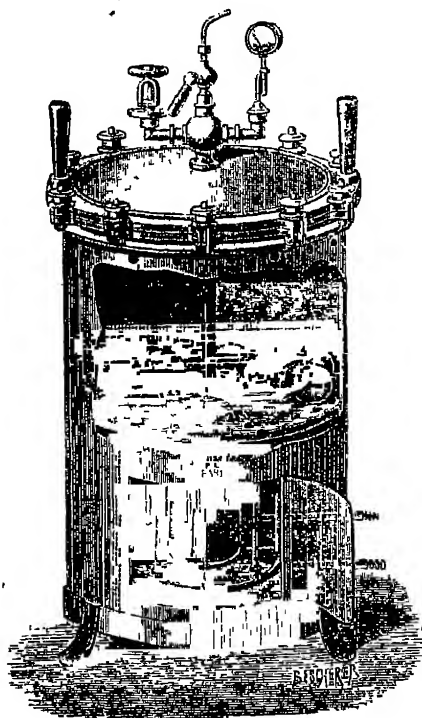


Fig. 76 — Autoclave servant à la stérilisation des appareils et des liquides destinés aux cultures de microorganismes

nue pendant 20 minutes, à l'intérieur d'une autoclave (fig 76), les organismes résistent en effet beaucoup moins à la chaleur dans un milieu liquide

ou dans une atmosphère humide que dans une atmosphère sèche

Une température de 120° est nécessaire pour détruire les microorganismes lorsqu'ils se présentent sous leur forme la plus résistante, celle de spores, mais quand ils n'existent qu'à l'état de cellules végétatives ordinaires, il est rare qu'ils résistent à une température variant de 65° à 100°, ce fait permet la stérilisation de liquides organiques qui seraient altérés par une température de 120°, on soumet ces liquides à une première chauffe qui tue les bactéries et les Champignons à l'état de cellules jeunes, il ne reste plus de vivant que les spores, on permet alors à celles-ci de se développer abondamment dans le liquide qui est maintenu à 30°-35°, température qui favorise le développement des spores, une nouvelle chauffe à une température de 65°-100° détruira les cellules végétatives provenant des spores et n'ayant pas eu le temps d'en former de nouvelles, on répète cette expérience une troisième fois et si cela est nécessaire une quatrième. Le procédé a reçu le nom de *tyndallisation* et on l'a en particulier employé pour assurer la stérilisation du sérum sanguin

Les milieux nutritifs employés pour la culture des microorganismes sont très variés tant au point de vue physique qu'au point de vue chimique. Ils peuvent être liquides et consister en infusions de matières végétales ou animales (jus de carottes, de pruneaux, moût de bière, bouillon de viande, serum sanguin, lait), pour réaliser des milieux solides on s'adresse à des morceaux d'organes de

végétaux (tranches de carottes, de pommes de terre, bois) ou animaux (viande, foie) ou bien encore à des liquides analogues à ceux que nous venons de considérer et auxquels on donne une consistance solide par l'addition de gélatine à 10 %, de gélatine à 1,5 %, de silice colloïdale

Lorsqu'il s'agit de conserver une espèce ou d'en effectuer l'étude morphologique, on détermine par des essais préalables quel est le substratum naturel le plus favorable, lorsqu'il s'agit de recherches relatives à la nutrition on réalise des milieux chimiquement définis, de manière à déterminer quelles sont les substances qui se montrent alimentaires ; le milieu réalisé synthétiquement par RAULIN pour le *Sterigmatocystis nigra* en est un exemple classique

Certaines substances ne peuvent pas être stérilisées par la chaleur qui les détruit ou les altère, on a recours alors à une autre méthode, basée sur la propriété qu'ont la plupart des microorganismes d'être retenus par des substances poreuses à structure suffisamment fine, le type de ce filtre est la bougie CHAMBERLAND, constituée par un cylindre creux de porcelaine dégourdie à 1 200° et présentant une ouverture rétrécie en forme de tétine. Lorsqu'on veut stériliser un liquide à l'aide de ce procédé on place la bougie B préalablement stérilisée dans une enveloppe métallique M (fig 77), celle-ci est à son tour adaptée à un réservoir A dans lequel on introduit le liquide et où on peut exercer une pression croissante à l'aide d'une pompe à air P, le liquide est ainsi amené à traverser la paroi de porcelaine et il s'écoule à la partie

inférieure, débarrassé des germes qu'il pouvait con-

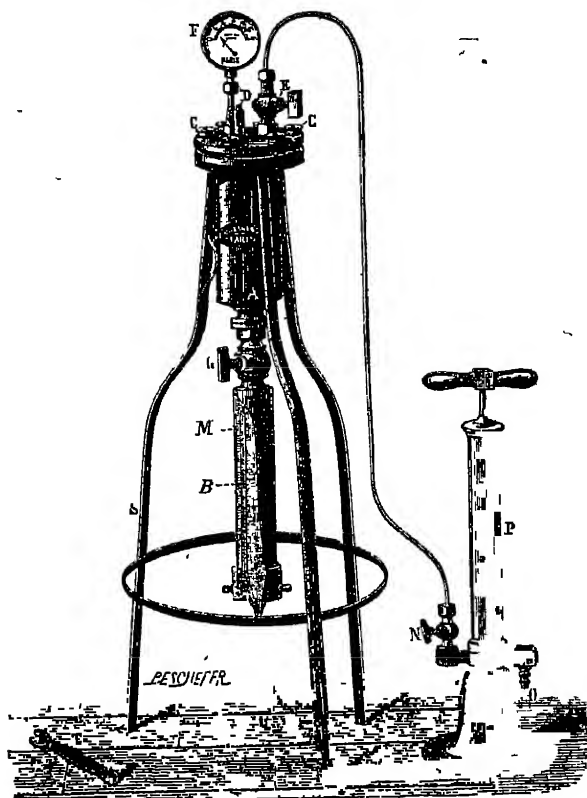


Fig 77 — Bougie Chamberland *B* adaptée sur un réservoir métallique *M* où de l'air est comprimé par la pompe *P*, au dessus du liquide à filtrer

tenir, on imagine aisément quelles sortes de pré-

cautions, faciles à prendre, permettent de le recueillir dans un vase, lui-même stérilisé, d'une manière aseptique

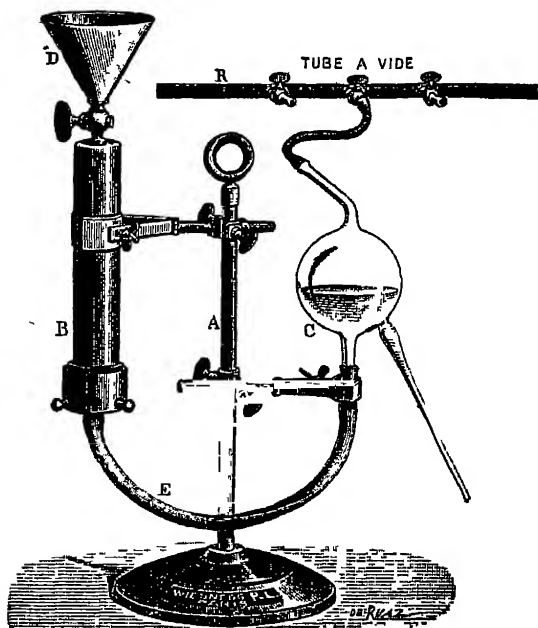


Fig 78 — Bougie Chamberland adaptée à un réservoir métallique B et à travers laquelle le liquide, versé par l'entonnoir D, filtre et vient se rassembler dans le vase C, grâce à une aspiration déterminée par une trompe à vide

La figure 78 représente un appareil analogue dans lequel la filtration à travers une bougie Chamberland est déterminée par une trompe à vide

On a pu également stériliser des liquides organiques, du lait par exemple, en les soumettant à l'action des radiations ultra violettes.

2 Ensemencement des milieux de cultures

Il suffit, pour effectuer de nouvelles cultures, de procéder à un prélèvement d'une petite quantité du milieu contenant l'organisme qu'on veut propager et d'en ensemer les nouveaux milieux nutritifs, mais ce prélèvement et cet ensemencement doivent s'effectuer d'une manière aseptique, c'est à dire qu'il faut prendre une série de précautions tendant à empêcher l'introduction de tout germe étranger en même temps que celui que l'on veut cultiver. On se place pour cela dans un air tranquille, on flambe un fil de platine emmanché de manière à le stériliser, on le porte dans le milieu primitif et on le fait arriver au contact du milieu, après avoir écarté le tampon d'ouate qui fermait le vase, on a soin d'incliner le col de ce vase, de manière à empêcher la chute, à son intérieur, de poussières de l'air, on remet en place le tampon d'ouate, après l'avoir passé à la flamme pour détruire les poussières qui auraient pu s'y fixer, la fermeture à l'ouate permet aux échanges gazeux de s'effectuer avec l'atmosphère extérieure en même temps qu'elle empêche toute contamination de la part de celui-ci, lorsque les opérations, que nous n'indiquons ici qu'à grands traits, sont bien menées, il est très rare que les cultures soient contaminées

3 Séparation des espèces

Nous venons de supposer que l'organisme que nous avions à ensemençer était seul dans le milieu initial, ce cas peut être réalisé dans certains cas, par exemple pour des bactéries pathogènes, telles que la bactériémie charbonneuse dans le sang d'un animal attaqué, mais le plus souvent on se trouve en présence de liquides dans lesquels existent côte à côte plusieurs espèces végétales, et le premier soin doit être de les isoler les unes des autres et d'arriver à réaliser pour chacune d'elles des cultures pures

On a tout d'abord songé à séparer les différentes espèces végétant dans un milieu organique déterminé en ensemençant avec une très petite quantité de celui-ci un milieu nutritif liquide; après agitation on peut diluer un petit volume de ce premier milieu à l'aide d'un second liquide semblable et répéter l'opération successivement un certain nombre de fois, les liquides ensemençés le plus faiblement arrivent à ne donner naissance à un développement que dans une faible proportion et ceux qui en présentent un ont chance d'avoir été ensemençés par un seul germe, mais cette méthode est très pénible parce qu'elle nécessite un grand nombre de dilutions successives et on comprend de plus aisément qu'elle aboutisse à isoler les espèces les plus nombreuses en individus, sans parvenir à permettre la séparation de celles qui sont moins abondamment représentées.

Aussi lui a-t-on rapidement substitué une

technique basée sur le même principe, mais ayant l'avantage de permettre le développement isolé de toutes les espèces microbiennes, il suffit de solidifier les milieux ensemencés à des degrés variés de dilution et de forcer ainsi chaque microorganisme à se développer sur place en une colonie isolée. En fait, on prépare des milieux nutritifs gélatinés contenus dans des tubes à essais stérilisés, un premier milieu est ensemencé par exemple avec une goutte de liquide primitif, après qu'on a liquéfié la gélatine en portant le tube à une température de 30° environ, ce premier milieu gélatiné bien agité sert à l'ensemencement d'un second semblable, celui-ci à l'ensemencement d'un troisième et ainsi de suite,

on a ainsi des milieux où les germes vont en diminuant de nombre de manière progressive et dont on peut graduer le degré, ces liquidés sont alors introduits dans une boîte en verre plate, stérilisée, dite boîte de PÉTRI (fig 79), elle est constituée par une sorte de cristall-

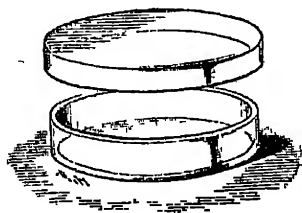


Fig 79 — Boîte PÉTRI servant à l'isolement des microorganismes

soir très bas et muni d'un couvercle également en verre, on soulève le couvercle en le maintenant au dessus de la boîte et on verse le liquide de chacun des tubes ensemencés, il s'y établit en une couche mince qui se solidifie par refroidissement.

Au bout d'un certain temps on voit apparaître

des colonies, ordinairement tres nombreuses dans le premier milieu, et elles y sont souvent trop voisines les unes des autres pour ne pas confluer rapidement, si bien qu'elles ne peuvent pas servir de point de départ à des cultures pures, mais il existe un ou plusieurs milieux dans lesquels l'espace des différentes colonies est assez grand pour se prêter à des reports directs sur des substances appropriées, il est clair d'autre part qu'on peut se rendre compte par ce procédé du nombre d'organismes existant dans le milieu primitif, il suffit pour cela d'évaluer le nombre des colonies qui se sont constituées dans une boîte de PETRI et de tenir compte de la dilution qui correspond au milieu gélatiné considéré

4 Milieux électifs

Mais il faut cependant observer que nous n'arrivons par cette méthode à obtenir la séparation que des especes qui se développent sur le milieu nutritif choisi, en variant la nature de celui-ci on permet le developpement d'organismes qui peuvent être différents. C'est ainsi que d'une manière générale les Bactéries sont favorablement influencées dans leur croissance par les milieux neutres ou alcalins, alors que les Champignons necessitent pour leur developpement une reaction acide; si donc nous recherchons les Champignons existant dans une substance déterminée, il y aura intérêt à acidifier le milieu

Un autre exemple particulièrement net de cette

influence de la composition des milieux sur la nature des organismes qu'ils permettent de séparer est relatif aux bactéries nitriques, dont nous avons vu la faculté de décomposer chimiosynthétiquement le gaz carbonique, il s'agit d'êtres dont le développement est arrêté par des substances organiques et que WINOGRADSKY n'est parvenu à isoler qu'en les faisant se développer sur un liquide exclusivement minéral, rendu solide par l'addition de silice colloïdale

Enfin toute une série de Bactéries dites *anaérobies* est caractérisée physiologiquement par le fait qu'elles ne peuvent se développer qu'à l'abri de l'oxygène de l'air, si donc, dans les manipulations précédentes, on opère sans précautions spéciales on n'isolera jamais de telles espèces, il est de toute nécessité pour y arriver d'opérer dans le vide ou en présence de gaz inertes, azote, acide carbonique, hydrogène, des appareils semblables aux boîtes Pétri ont été imaginées pour effectuer la séparation des anaérobies, ils n'en diffèrent que

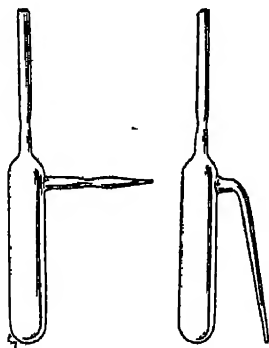


Fig 80. — Tubes servant à la culture des microorganismes anaérobies

par une fermeture hermétique permettant de faire le vide ou d'introduire une atmosphère dépourvue d'oxygène. Une fois isolées les bactéries anaérobies

se cultivent dans des tubes tels que ceux de Roux (fig 80) où, après avoir effectué le semis, on remplace l'air par de l'hydrogène; on peut aussi priver les cultures d'oxygène en plaçant des tubes ordinaires dans une enceinte contenant des substances chimiques, telles que le pyrogallate de potassium, capables d'absorber l'oxygène de l'atmosphère, on a aussi proposé d'ensemencer, à la surface des milieux solides servant à la culture des anaérobies qui sont introduites en profondeur, une espèce aérobie, le *Bacillus subtilis* par exemple

C — NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES BACTÉRIES ET DES CHAMPIGNONS

A l'aide des méthodes dont nous venons d'indiquer les principes essentiels, on conçoit qu'il soit possible de déterminer pour chaque espèce bactérienne ou fongique, la liste des substances ternaires qui peuvent constituer pour elle une source de carbone, en fait, de telles listes ont été bien rarement établies, ce que nous pouvons dire, c'est qu'il n'est guère de substance organique qui ne soit capable de céder du carbone à quelque espèce de micro-organisme et que chaque Bactérie ou chaque Champignon a souvent la faculté d'utiliser, pour sa nutrition, plusieurs matières ternaires

Le *Sterigmatocystis nigra* effectue sa nutrition carbonée à partir du glucose, du lévulose, du saccharose, du maltose, du lactose, de la glycérine, de l'érythrite, de la sorbite, de l'alcool éthylique,

de divers glucosides, etc , l'*Eurotopsis Gayoni*, étudié par LABORDE, peut se développer aux dépens de l'amidon, de la dextrine, du maltose, du sucre interverti, du glucose, du lévulose, du lactose, du galactose, du tréhalose, de la coniférine et de la salicine, de l'alcool éthylique, de la glycérine, de la mannite, de l'érythrite, du glycol, des acides lactique, succinique et malique, de la gomme arabique, des corps gras.

La nature des substances que peut utiliser un être hétérotrophe en culture artificielle est du reste en rapport avec la composition du substratum qui lui est naturel, c'est ainsi que les Champignons lignicoles apparaissent comme capables de se nourrir spécialement aux dépens de divers constituants du bois, cellulose, composés pectiques, xylane, lignine, gommés, mucilages ou de sucres qui en dérivent.

Dans la plupart des milieux que l'on réalise pour définir les besoins nutritifs d'une espèce bactérienne ou fongique, on est amené très généralement à introduire, en outre des matières minérales nécessaires, une substance ternaire telle qu'un sucre, qui se comporte comme une source de carbone, et une matière azotée, minérale ou organique, source de l'azote indispensable au développement du végétal, il peut arriver qu'une seule substance organique, contenant de l'azote, soit suffisante pour assurer la nutrition de la plante, cette substance fournissant à la fois le carbone et l'azote nécessaires, des Levures peuvent ainsi se développer en présence d'acides aminés, l'*Isaria*

densa en fait de même sur l'ovalbumine pure ou la peptone

Coefficients économiques — Lorsqu'un micro-organisme utilise comme source de carbone différentes matières organiques, le rapport existant entre le poids de substance sèche formée et le poids de matière transformée n'est pas constant, alors même qu'il s'agit d'aliments ayant même formule centesimale; les nombres donnés par LABORDE le mettent bien en évidence, ils se rapportent aux rendements ou coefficients économiques relatifs aux différentes substances suivantes

Alcool	0,44	Mannite	0,29
Lactose	0,32	Galactose	0,28
Glycérine	0,31	Acide lactique	0,26
Lévuiose	0,30	Acide succinique	0,25
Maltose	0,30	Dextrine	0,20
Glucose	0,29		

De même, le *Stenigmatocystis nigra* présente les coefficients économiques suivants (CZAPK)

Sorbité	0,54	Érythrite	0,33
Lévuiose	0,52	Glycérine	0,29
Glucose	0,47	Dulcité	0,03
Mannite	0,41		

- Cette variation tient évidemment à ce qu'une substance organique n'est pas seulement utilisée pour être incorporée à la matière vivante et augmenter la masse de celle-ci; elle subit une série de modifications telles qu'une portion des matières transformées restent inutilisées dans le milieu de culture, c'est le rapport qui existe entre la partie transformée en matière vivante et celle qui reste en

dehors de l'organisme qui se trouve précisément exprimée par le coefficient économique. Mais, nous l'avons dit, nous touchons ici à la manière dont se transforment les matières organiques sous l'action des microorganismes et qui sera étudiée dans un autre volume de cette collection, en même temps qu'on envisagera la façon dont une plante autotrophe utilise les réserves qu'elle a constituées.

Nutrition des Bactéries et Champignons parasites.

— Quant aux besoins alimentaires des microorganismes parasites, nous les connaissons mal, surtout lorsqu'il s'agit de parasites au sens strict du mot, c'est à dire de *parasites nécessaires*, incapables de se développer d'une manière saprophytique, la méthode des cultures pures permet du moins de les distinguer des *parasites facultatifs* qui peuvent se développer en dehors d'êtres vivants et dont on peut par suite obtenir la végétation sur des milieux analogues à ceux dont nous avons parlé précédemment.

C'est ainsi que beaucoup d'organismes pathogènes des animaux supérieurs peuvent être cultivés sur des substances organiques mortes, on a également obtenu la croissance des Urédinées et des Ustilaginées en dehors des plantes que ces Champignons parasitent, mais les formes qu'on obtient alors sont très différentes de celles qui s'observent sur les hôtes et ne font que correspondre à celles qui sont réalisées naturellement dans la partie du cycle présenté par les parasites en question et au cours de laquelle les Champignons se comportent précisément comme des saprophytes.

Les cas de parasitisme nécessaire se réduisent d'ailleurs au fur et à mesure que sont tentés des essais de culture aseptique sur des milieux non vivants, parmi les Péronosporées, le *Phytophthora infestans*, produisant une maladie de la Pomme de terre, a pu être obtenu en culture pure par MATRUCHOT et MOLLIARD à partir de la conidie, la famille en question n'est donc pas uniquement composée, comme on le considérerait tout d'abord, de Champignons nécessairement 'parasites', j'ai réussi de même à réaliser le développement complet d'un *Entomophthora* sur des substances telles que la Carotte ou le foie cuit et ainsi se pose la question de savoir si la notion de parasitisme nécessaire n'est pas appelée à disparaître complètement, il s'agira pour chaque espèce de trouver le milieu de culture favorable, les conditions de nutrition étant simplement plus strictes que pour les saprophytes.

D — NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES PLANTES VASCULAIRES NON CHLOROPHYLLIENNES

Le plus souvent les plantes vasculaires sont des plantes vertes, mais il est à cette règle quelques exceptions, on connaît plusieurs cas de Phanérogames absolument dépourvues de chlorophylle, incapables par suite de puiser leur carbone dans l'air, elles sont de toute nécessité parasites ou saprophytes, nous reviendrons sur cette question

et montrerons qu'il est infiniment probable que c'est parce qu'elles sont devenues parasites ou saprophytes qu'elles ont dû perdre complètement leur pigment assimilateur. Parmi les parasites de cette catégorie viennent se ranger des plantes

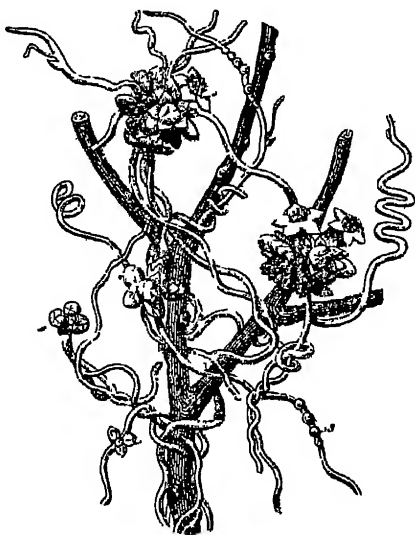


Fig 81 — Cuscuta parasite sur la Luzerne

appartenant à des familles très diverses, les Cuscutes (fig 81) sont des Convolvulacées, les Orobanches (fig 82), les *Lathræa* et les *Phelipæa* sont des Scrofulariées, le *Monotropa Hypopitys* une Primulacée, un assez grand nombre d'espèces de Phanérogames tropicales, particulièrement modifiées par le parasitisme, forment les familles des

Balanophorées, des Hydnorées (fig 83) et des Rafflesiacées

C'est par les rapports morphologiques existant entre ces plantes et leurs hôtes qu'est établie leur nature parasitaire, les échanges nutritifs qui s'effec-



Fig 82 — Orobanche parasite sur un pied de Serpolet

tuent entre les deux composants de telles associations ne sont pas connus dans leur chimisme. Ces parasites puisent leurs aliments minéraux et organiques par des organes spécialisés qui se comportent comme des suçoirs. Dans les Cuscutées dont la tige volubile s'enroule autour des organes des plantes attaquées (fig 81) ce sont des émergeances

de cellules corticales qui s'enfoncent dans les tissu de la plante hospitalière, dans les Orobanche (fig 82) c'est l'axe même du parasite qui s'implant dans les végétaux attaques, dans les Balanophorées Hydnorees (fig 83) et Rafflesiacees on n'obseiv

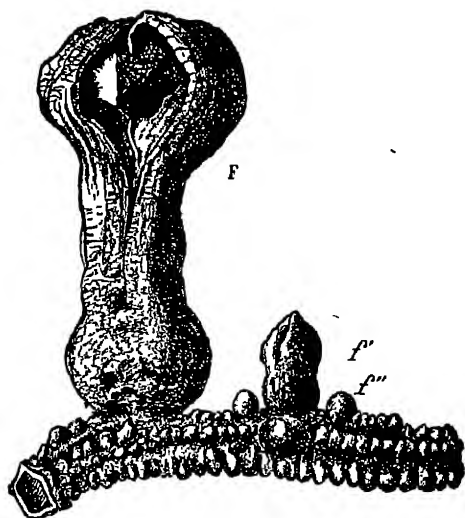


Fig 83 — *Hydnora africana*, parasito sur une racine, on n'aperçoit en dehors de l'hôte, que des bourgeons floraux *f'* et une fleur ouverte *F*.

plus au dehors de l'hôte que les organes floraux du parasite et tout l'appareil végétatif, constitué par des cordons rappelant un peu des rhizomorphes de Champignons, est inclus dans l'hôte, mais nous ne voulons faire ici qu'une rapide allusion à ces faits morphologiques qu'il nous sera loisible d'étu-

dier avec plus de détail quand nous envisagerons dans son ensemble la question des transformations liées au parasitisme

Tous ces parasites se reproduisent par graines et celles ci germent tout d'abord d'une manière indépendante, ce n'est que lorsque la jeune plantule a atteint un certain développement qu'elle contracte l'association propre à l'espèce considérée, or, de même que nous allons voir qu'il est possible de prolonger le stade saprophytique d'une plante vasculaire verte ordinaire, de même, en mettant à la disposition de plantules de *Cuscuta* des matières organiques appropriées, il m'a été possible de prolonger ce mode d'existence pour le *Cuscuta monogyna* et d'obtenir des plantes développant des organes floraux, alors que ceux-ci n'apparaissent normalement que chez des individus qui ont contracté une association avec une des espèces végétales dont ils peuvent être parasites

Dans d'autres plantes vasculaires l'absence de chlorophylle est liée, non plus à une vie parasitaire, mais au saprophytisme, c'est le cas du *Neottia Nidus Avis* (Orchidée) dont les racines coralloïdes ont leur tissu cortical envahi par des filaments mycéliens constituant des mycorhizes, il s'agit ici très vraisemblablement d'une association symbiotique assurant la nutrition carbonée et azotée de la plante envahie

CHAPITRE VIII

NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES PLANTES VERTES

HISTORIQUE

L'expérience a permis de démontrer qu'une plante verte typique est capable de se développer d'une manière normale en n'ayant à sa disposition, comme unique source de carbone, que le gaz carbonique de l'air, mais il nous reste à nous demander si de telles plantes vertes ne sont pas capables d'absorber et d'utiliser certaines des matières organiques qui peuvent se trouver dans le sol. Une ancienne expérience de DE SAUSSURE (1804) a montré que des pieds de Persicaire (*Polygonum Persicaria*), placés dans de l'eau contenant environ 0,8 % de sucre, absorbaient ce liquide et que le $\frac{1}{3}$ du sucre se trouvait avoir disparu quand la moitié du liquide avait été absorbé, généralisant, DE SAUSSURE admit que les *matieres humiques* du sol se comportent de

même et servent directement à l'alimentation des plantes vertes

Nous avons déjà dit qu'à cette théorie de la nutrition organique, au moins partielle, des végétaux supérieurs, **LIEBIG** (1844) substitua la théorie de la nutrition exclusivement minérale, c'est elle que nous avons exposée jusqu'ici. **LIEBIG** fit remarquer que l'humus devenait insoluble et par suite inutilisable quand il subissait une dessiccation ou une congélation et lui refusa tout rôle dans la nutrition des plantes vertes. En 1868, **BOUSSINGAULT** admit avec **LIEBIG** que tout le carbone fixé par les végétaux supérieurs provient du gaz carbonique, mais, pour expliquer le rôle incontestable des engrais organiques, il pensa que ceux-ci donnaient naissance à du gaz carbonique qui devient abondant dans le sol, l'atmosphère du sol contient en effet jusqu'à 10 % de ce gaz.

Mais **CORENWINIER** (1868), puis **CAILLETER** (1876) purent établir que le gaz carbonique du sol n'est pas absorbé par les racines ou ne l'est que dans une très faible mesure, **CAILLETER** prenait une plante végétant dans du terreau et plaçait sa partie aérienne sous une cloche, dans laquelle circulait de l'air débarrassé de gaz carbonique, le léger excès de pression que possédait cette atmosphère empêchait l'air extérieur d'entrer sous la cloche par un tampon d'ouate qui obturait la tige au niveau du disque du verre servant de support à la cloche, dans ces conditions la plante jaunissait rapidement et dépéissait; la présence d'une atmosphère riche en gaz carbonique, au niveau des racines, n'a

donc pas assure la nutrition du végétal et il est nécessaire d'expliquer le rôle de l'humus d'une autre manière.

GRANDEAU (1872) pensa qu'il s'agissait pour les matières noires du sol d'une action indirecte, consistant dans la formation de combinaisons solubles avec les matières minérales, l'humus serait alors le véhicule de celles-ci.

Mais d'autre part il existe des plantes vasculaires dépourvues de chlorophylle (*Monotropa*, *Neottia*) qui vivent dans l'humus et pour lesquelles il faut bien admettre une nutrition carbonée à partir de cet humus, que cette nutrition s'effectue avec ou sans l'intervention de Champignons symbiotiques; il est difficile de penser à priori, en raison du principe de continuité, que ce mode de nutrition fasse complètement défaut chez les autres plantes vasculaires, dont l'appareil racinaire ne paraît pas différer profondément

D'ailleurs, dans une plante supérieure chlorophyllienne il existe, à côté des cellules pourvues du pigment assimilateur, des tissus ou des organes entiers dans lesquels la chlorophylle fait complètement défaut, à côté d'un tissu autotrophe se trouvent donc des tissus hétérotrophes vivant aux dépens du précédent, les cellules incolores ne seraient-elles pas capables d'utiliser les substances qui lui sont fournies normalement par la synthèse chlorophyllienne si elles lui parvenaient par une autre voie? Il est bien difficile de concevoir qu'il puisse en être autrement. Toutes ces raisons théoriques ont conduit à entreprendre une série de

recherches relatives à la faculté que peuvent présenter les végétaux verts d'absorber et d'utiliser les substances organiques ternaires. Nous envisagerons successivement à ce point de vue les plantes Phanérogames, les Cryptogames vasculaires, les Mousses et les Algues vertes, après avoir étudié la manière dont elles se comportent vis à vis de substances bien définies et relativement simples, nous reviendrons sur la question des substances humiques.

A — NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES PHANÉROGAMES

On obtint en premier lieu la formation d'amidon (BOHM, 1877) dans les feuilles de Haricot ayant épuisé leurs réserves à l'obscurité, en les plaçant dans des solutions assez concentrées de glucose ou de saccharose, nous avons déjà fait allusion à ce fait, mais on remarqua qu'avec le *Sedum spectabile* il se produisait une formation analogue de réserves amylacées lorsqu'on mettait les plantes en présence d'une solution assez concentrée de sel marin, il est clair que ce dernier corps n'intervient alors que par son pouvoir osmotique, il détermine une concentration des sucres solubles dans les cellules et celle-ci provoque à son tour la formation d'amidon, il se pourrait que dans les premières expériences le glucose ou le saccharose jouât exclusivement le même rôle et n'intervint pas en tant que source de carbone.

De nouvelles recherches (E LAUREN, 1888) ont

été effectuées en s'adressant à des organes coupés, des tiges de Pomme de terre placées dans une atmosphère dépourvue de gaz carbonique, et sur des solutions de diverses substances sucrées (glucose, levulose, galactose, saccharose, maltose, lactose, glycérine), on observa encore la formation d'amidon, et on put s'assurer que des solutions plasmolysantes de chlorure de sodium n'en déterminaient pas ce phénomène, la mannite donne des résultats analogues lorsqu'on opère avec des plantes appartenant à la famille des Oléacées, ainsi que la dulcité avec le Fusain, on n'a pas obtenu par contre la formation d'amidon à partir de l'inosite, du raffinose (Mayer), ni de l'érythrite (E. LAURENT)

ACTON (1889) effectua une série d'expériences analogues, et avec les mêmes résultats, en opérant, non plus sur des tiges sectionnées, mais sur des plantes à racines intactes, de son côté, HANSTEEN constata que les *Lemna* se développent et bourgeonnent à l'obscurité, à la surface des solutions sucrées, mais on ne sait pas s'il y a dans ces conditions une augmentation du poids de la substance sèche.

Toutes ces recherches ont d'ailleurs comme caractère commun d'avoir été faites sans précaution d'aseptie et de ce que le sucre d'une solution disparaît au cours des expériences on ne peut conclure avec sécurité à son utilisation par les plantes, il fallait donc de toute nécessité établir des cultures aseptiques des plantes vertes, s'assurer que le sucre fourni disparaît et que le poids de la substance sèche de la plante cultivée augmente de ce fait.

1 Culture aseptique des végétaux supérieurs

Pour réaliser des cultures de plantes vasculaires à l'abri de tout microorganisme, on emploie, en ce qui concerne la verrerie et les solutions nutritives, la même technique qu'en bactériologie, il faut, d'autre part, stériliser les graines qu'on désire ensemen- cer ; on y arrive en les traitant rapidement par de l'alcool absolu qui pénètre dans tous les replis du tegument et prépare ainsi l'action des liquides ultérieurs, en réalisant une sorte de décapage de la surface. Les antiseptiques employés sont ou bien le sublimé à 1 % agissant de 1 à 2 minutes, l'eau oxygénée dont l'action doit s'exercer beaucoup plus longtemps ou encore l'hypochlorite de chaux, on enlève l'excès de la substance antiseptique par des lavages successifs à l'eau stérilisée, d'ailleurs pour chaque espèce de graine, il faut déterminer au préalable la nature, la dose d'antiseptique et la durée de contact les plus favorables, et s'assurer qu'on s'est bien débarrassé de la présence de tout microorganisme par des ensemencements sur des milieux nutritifs appropriés.

Il est des cas où il est particulièrement difficile d'obtenir des semences stériles, c'est ce qui arrive par exemple pour le *Dahlia*, dont le péricarpe contient toujours de nombreux germes bactériens et fongiques, si on cherche à stériliser toute l'épaisseur de ce péricarpe et du tegument séminal, on n'y arrive qu'en tuant la plantule. On peut cependant obtenir des germinations aseptiques de la plante en question en mettant les akènes en contact avec de

l'eau stérilisée jusqu'à ce que l'enveloppe soit suffisamment imbibée pour qu'en exerçant une légère pression sur les côtes on puisse faire sortir la plantule, celle-ci, traitée par l'eau oxygénée, peut alors germer isolément sans qu'il y ait contamination, je me contente de citer cet exemple pour montrer que chaque graine peut présenter des particularités auxquelles on doit faire correspondre des traitements appropriés en vue des cultures aseptiques

Lorsqu'il y a avantage à ne pas faire intervenir d'antiseptique pour la stérilisation, on peut s'adresser à des graines qu'on prélève aseptiquement à l'intérieur de fruits sains

On transporte les graines aseptiques ou rendues aseptiques sur de l'ouate hydrophile humide, également stérilisée, contenue dans des tubes à essais; la germination s'effectue alors pour les graines dont le tégument était intact et n'a pas laissé pénétrer la substance antiseptique employée au contact de l'amande, les jeunes plantules, une fois germées, sont transportées sur les solutions dont on veut étudier l'action nutritive, les parties aériennes sont maintenues en dehors du liquide par divers procédés dont l'un consiste à solidifier la solution par l'addition de gelose à 1,5 %, on peut aussi employer comme substratum de la ponce qui s'imbibé du liquide nutritif et réalise une sorte de sol artificiel très favorable au développement de l'appareil racinaire

La forme des vases employés peut être très variée, mais elle se rapporte à deux modes différents de culture, le dispositif le plus simple con-

siste à utiliser des tubes ordinaires fermés l'ouate O, et à l'intérieur desquels s'effectue tout

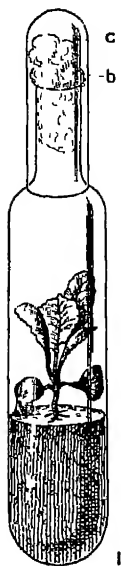


Fig 84 — Tubes servant à la culture aseptique de végétaux supérieurs ; I, culture sur milieu nutritif gélosé ; II, culture sur milieu liquide, la graine étant maintenue par un étranglement R du tube

développement de la plante (fig 84, I), le coton permet les échanges avec l'atmosphère tout en diminuant la rapidité avec laquelle s'établit l'équilibre de composition ; ce mode de culture est identique à celui qui est ordinairement employé pour les Bactéries et les Champignons et a l'avantage de se prêter aisément à de nombreuses cultures, on peut coiffer l'ouverture du tube d'un capuchon de verre qui permet de placer les tubes au dehors, sans avoir à craindre que la pluie vienne mouiller et contaminer le bouchon d'ouate

On peut aussi utiliser pour des cultures en milieux liquides des tubes de verre suffisamment étranglés vers leur milieu (fig 84, II) pour retenir les graines, sur lesquelles on expérimente, et

dessus de la partie rétrécie R, le liquide remplit la partie inférieure A du tube, et la tige peut se développer dans la partie supérieure B sans qu'on ait

craindre l'immersion de la plante dans le liquide et sans qu'on ait à faire intervenir de supports spéciaux pour maintenir constamment la graine au dessus du liquide.

Avec les dispositifs dont il vient d'être question, la partie aérienne de la plante se développe dans une atmosphère très humide, où la transpiration est par suite très amoindrie, et les échanges gazeux avec l'atmosphère sont ralentis du fait du bouchon d'ouate qui ferme les vases, lorsqu'on veut obtenir le développement de la tige dans l'atmosphère, on emploie des vases spéciaux qui permettent de passer d'un début de développement s'effectuant à l'intérieur du flacon de culture à une croissance à l'air extérieur, sans risquer de provoquer une contamination du liquide nutritif. Différents auteurs, SCHULOW, COMBES, GIEKLHORN, ont proposé des modèles dont il est facile de varier les dispositions suivant les plantes envisagées et la nature des recherches effectuées, je me contenterai de reproduire ici, par la figure 85, le flacon de culture utilisé par COMBES, sa partie essentielle consiste en

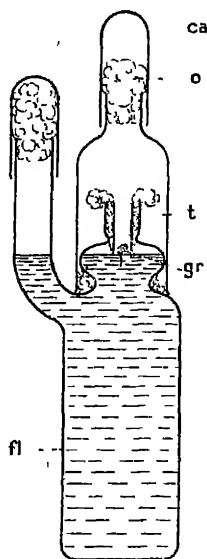


Fig 85 — Vase permettant de réaliser la culture aseptique d'une plante supérieure, en permettant le développement de la tige dans l'atmosphère libre

un petit tube de verre *t* fixé par de l'ouate dans le col de vase *f* contenant la solution nutritive; la graine en vue de germination *g* est introduite aseptiquement, en enlevant le capuchon *ca* et le tampon *o*, dans le fond de ce tube, où elle est maintenue par de la mousseline qui en forme le fond, le tube permet à la tige de s'allonger et, quand celle-ci a atteint un développement suffisant, on retire le tube avec une pince flambée et on tassel'ouate qu'il enserrait contre la plante, on peut ensuite enlever le tampon d'ouate *o* et le capuchon *ca* qui protégeaient l'ouverture du flacon

2 Utilisation des sucres

Les premières expériences effectuées dans des conditions aseptiques (MAZÉ) ont eu pour objet de prolonger, à l'obscurité, le mode de nutrition que présentent normalement les plantes supérieures dans leur phase de germination. De jeunes plantules de *Vicia* étaient placées sur des solutions aqueuses renfermant les sels minéraux nécessaires et une quantité de glucose variant de 1 à 6 %, dans ces conditions, les résultats relatifs aux récoltes obtenues au bout du même temps sont les suivants

GLUCOSE %	SUBSTANCE SÈCHE (mgr)		GAIN
	GRAINE	PLANTE	
0	202	161	— 41
1	»	269	+ 67
2	»	277	+ 75
4	»	838	+ 636
6	»	710	+ 508

Les nombres correspondant aux gains de substances ternaires sont d'ailleurs un peu moins élevés que ceux qui sont portés dans ce tableau et qui sont relatifs au total des substances organiques et des substances minérales, mais le sens du phénomène n'est nullement modifié si on opère la correction concernant l'absorption de sels minéraux, il y a donc eu assimilation de glucose. Mais le développement de telles plantules ne va pas loin à l'obscurité, même en présence de glucose, et il y avait lieu de se demander si de telles substances sont bien absorbées et utilisées par les plantes vertes, à la lumière, et jusqu'à quel point on pourrait alors assurer, grâce à leur absorption, le développement des végétaux.

C'est la question que J. LAURENT (1903) s'attacha à résoudre, l'auteur institua tout d'abord des expériences préliminaires dans lesquelles les précautions aseptiques n'étaient pas rigoureuses, et qui se rattachent par suite à la méthode déjà employée par DE SAUSSURE, cependant, en raison de la faible durée de ces essais, les résultats obtenus peuvent en être retenus, d'autant que la cause d'erreur provenant de l'intervention des microorganismes était évaluée et reconnue négligeable.

Des grains de Maïs, germés sur de la sciure de bois humide, étaient mis à se développer sur un liquide nutritif correspondant à la solution DETMER, à 1 litre de ce liquide bouilli étaient ajoutés 2 grammes de glucose, au bout de 47 heures il ne restait que 860 centimètres cubes de liquide renfermant 1^{gr}72 de glucose, le Maïs a donc absorbé de

l'eau et du glucose, d'ailleurs la concentration du sucre ne se trouve pas modifiée.

Ces essais mettaient donc bien en évidence l'absorption du sucre fourni aux racines, mais pour

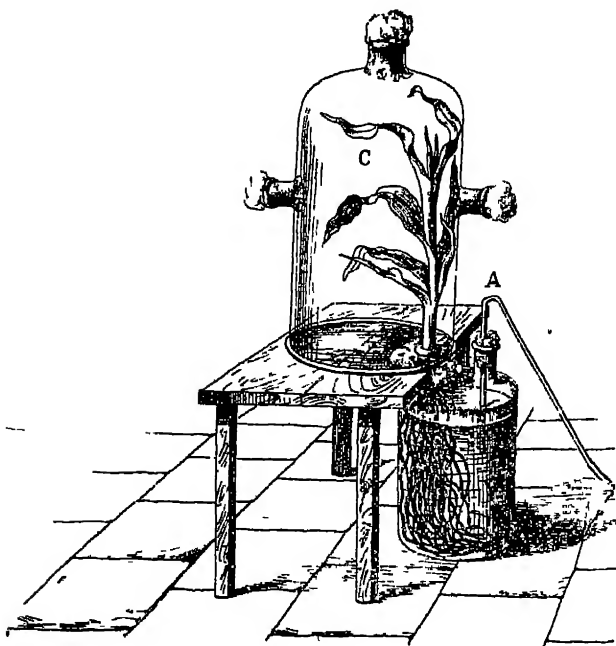


Fig 86 — Dispositif employé par J LAURENT et destiné à mettre en évidence l'absorption du sucre par les végétaux supérieurs

mettre à l'abri de toute cause d'erreur et pour réaliser des cultures de longue durée J LAURENT prit dans une seconde série d'expériences, toutes les

précautions nécessaires pour assurer une aseptie complète

Reprenons des grains aseptiques de Mais et plaçons-les sur une solution glucosée contenue dans un vase à deux tubulures (fig. 86), par une de ces tubulures la plante, maintenue au dessus de la solution à l'aide d'une mousseline, sort à travers un tampon d'ouate et peut se développer à l'intérieur d'une cloche présentant deux tubulures latérales que nous supposons tout d'abord fermées par des tampons d'ouate permettant les échanges avec l'atmosphère interne, à travers la deuxième tubulure du flacon passe un tube coudé AB et fermé à son extrémité B, lors de la stérilisation du flacon, l'air contenu dans ce tube est chassé, remplacé par de la vapeur d'eau, et lors du refroidissement, ce tube se remplit de la solution glucosée contenue dans le vase. On peut, en brisant l'extrémité B, effectuer des prises de liquide à diverses phases du développement, et on constate ainsi que la quantité de glucose va en diminuant progressivement, le sucre est donc bien utilisé, de plus, la plante se développant dans ces conditions apparaît plus vigoureuse qu'une plante témoin n'ayant à sa disposition que les substances minérales de la solution nutritive, elle est d'un vert plus intense et le poids de sa substance sèche est également plus élevé

Considérons une des cultures effectuées sur glucose, un grain de Mais correspondant à un poids de substance sèche de 310 milligrammes, a été ensemencé sur 2 litres de liquide de DETMER additionné de 2 grammes de glucose, au bout de 67

jours le grain desséché pesait 190 milligrammes, la tige et les feuilles 430 milligrammes, la racine 60 milligrammes, soit au total un poids de 680 milligrammes de substance sèche, c'est à dire une augmentation de 364 milligrammes, quant au glucose il en était disparu 585 milligrammes

Mais dans l'expérience précédente le développement s'effectuait à la lumière et en présence d'air normal, l'assimilation chlorophyllienne intervenait donc et la question se posait de savoir dans quelle mesure le glucose de la solution était capable de suppléer à cette fonction lorsqu'on venait à priver la plante de gaz carbonique. Pour y arriver il suffisait d'introduire dans l'intérieur même de la cloche et dans les tubulures latérales des fragments de potasse caustique, dans ces conditions la nutrition de la plante reste assurée grâce au glucose de la solution qui se trouve ainsi suppléer à l'insuffisance de la fonction chlorophyllienne.

Le saccharose, le maltose, la glycérine ont fourni à J. LAURENT des résultats analogues, l'amidon ni la dextrine ne se sont par contre comportés comme des aliments pour le Maïs.

Dans les recherches de J. LAURENT les poids de matière sèche les plus élevés étaient au bout de 31 jours de 682 milligrammes, au bout de 62 jours de 1186 milligrammes, ces poids sont très inférieurs à ceux qui correspondent à des plantes développées pendant le même temps dans des conditions normales; MAZE et PERRIER, attribuant ce fait à la composition du liquide minéral employé (liquide DETMER), se sont appliqués à réaliser des expé-

riences dans lesquelles, les témoins se développant d'une manière aussi vigoureuse que des plantes développées dans un sol fertile, on réussisse à obtenir pour des plantes, à qui on offre différentes substances sucrées, un poids de substance sèche plus considérable que pour ces témoins. Ces expériences ont porté également sur le Mais, les plantes mises en présence du saccharose ou de glucose ont fourni au bout de 30 jours les résultats suivants.

	SUCRE INITIAL	SUCRE DISPARU	POIDS de la Substance sèche
Saccharose	32 ^{gr} 088	14 ^{gr} 046	19 ^{gr} 130
Glucose	35 ^{gr} 782	11 ^{gr} 267	15 ^{gr} 533

Les plantes arrivaient dans ces conditions à produire leurs organes floraux et la fécondation s'opérait normalement.

Dans ces expériences la glycérine s'est comportée comme nuisible au Mais, si on remplace la solution nutritive d'une plante en voie de développement par une solution minérale additionnée de 0,6 pour 1000 de glycérine, la plante reste chétive et le poids qu'elle atteint est beaucoup plus faible que dans les conditions normales, si donc la glycérine peut être utilisée à l'obscurité par de jeunes plantes, son action devient défavorable lorsque le végétal se développe à la lumière.

Dans un travail, dont le principal objet était d'ailleurs de rechercher l'action de l'aliment organique sur les caractères morphologiques des

plantes supérieures, j'ai retrouvé (1907) des faits analogues à ceux qui viennent d'être exposés en m'adressant au Radis, à l'Ipomée, au Cresson et à l'Oignon, j'ai pu par exemple constater que le Radis absorbait et utilisait le glucose, le lévulose, le saccharose, le maltose et le lactose, alors que la glycérine, le galactose, l'arabinose, la mannite, l'amidon, l'inuline et la gomme arabique restent inemployés

Par deux procédés très différents il m'a été possible de me mettre à l'abri de la cause d'erreur provenant de l'assimilation chlorophyllienne et de rapporter avec sécurité l'augmentation du poids de la substance sèche à l'absorption d'un sucre.

Prenons comme vase de culture un tube cylindrique assez large (fig. 84, 1), dont le col est tout d'abord fermé par un tampon d'ouate, puis, quand la culture est en bonne voie, remplaçons ce tampon par un bouchon de caoutchouc stérilisé, de façon que la fermeture du tube soit absolument hermetique. Abandonnons la culture aux alternatives de jour et de nuit, pendant la nuit la plante respire et l'atmosphère s'enrichit en gaz carbonique, mais à la lumière ce gaz est repris par l'assimilation chlorophyllienne et bientôt l'atmosphère reprend très sensiblement sa composition primitive, au bout de plusieurs semaines l'atmosphère du tube n'est pas suffisamment modifiée pour influencer sur le développement du végétal. Or, dans ces conditions, l'assimilation chlorophyllienne porte uniquement sur le gaz carbonique produit par la plante qui récupère simplement ainsi le carbone perdu, et il ne

peut y avoir de ce fait une augmentation du poids de la substance sèche fabriquée, si une telle augmentation s'observe elle revient à la substance organique mise à la disposition de la plante; et en fait on obtient ainsi en deux mois, à partir de plantules de Radis de 10 milligrammes des plantes pesant à l'état sec 230 milligrammes et plus, lorsque le glucose est fourni à la concentration de 10 %.

J'ai pu encore montrer l'utilisation du glucose fourni artificiellement à une plante normalement autotrophe en utilisant un fait présenté par le Radis, si on détache aseptiquement un cotylédon d'une jeune plantule et qu'on le place à la surface d'un milieu gélose et glucosé, ce cotylédon poursuit son développement, il absorbe du sucre et donne naissance à une ou plusieurs racines adventives qui apparaissent au niveau de la section cicatrisée, or ces racines sont capables de se tubériser à la manière de la racine normale, pendant ce temps le cotylédon jaunit, puis se dessèche et devient entièrement blanc, à partir de ce moment il n'intervient à aucun titre dans la nutrition de la racine et cependant la tubérisation de celle-ci progresse, nous sommes donc en présence d'une nutrition purement saprophytique aux dépens du sucre extérieur

La concentration des sucres fournis artificiellement aux plantes supérieures peut amener des changements importants dans la nature et le taux des hydrates de carbone contenus à l'intérieur des tissus, le Radis m'a fourni à cet égard des résultats

particulièrement frappants. Cultivée en tubes fermés à l'ouate, la plante en question ne forme de tubercules que sur des solutions contenant au moins 5 % d'un sucre assimilable, tel que le glucose, et pour cette dernière concentration les tubercules ne contiennent guère, comme ceux qui se sont développés dans les conditions ordinaires de culture, que des sucres solubles, mais si on opère avec des liquides contenant des doses croissantes de sucre, allant par exemple jusqu'à 10 % de glucose ou 15 % de saccharose, on constate qu'une grande quantité d'amidon se constitue dans le tubercule et la teneur en cette substance peut atteindre celle qui est normalement réalisée pour les tubercules de la Pomme de terre, les nombres suivants donnent une idée de ces modifications (ils sont rapportés à 100 de substance fraîche) :

	RADIS CULTIVÉS				
	EN PLEINE TERRE	SUR GLUCOSE A 5 %	SUR GLUCOSE A 10 %	SUR GLUCOSE A 10 % (TUBES FERMÉS)	SUR SACCAROSE A 15 %
Sucres solubles	1,60	2,31	2,61	3,88	7,04
Amidon	0	1,60	3,05	5,61	11,11
TOTAL	1 60	3,91	5,66	9,49	18,15

On voit que la quantité des sucres augmente régulièrement avec la concentration du liquide nutritif

et c
plus

P
tion
rieu
men
et le
Poi
blan
acqu
diffé
man
met
lopp
puis
lise
cose
lact
à la
tout
a la
K
Vic
alon
cell
cult
mèt
gluc
tem
rédu
N
nus

et qu'en même temps la polymérisation devient plus intense

Plus récemment (1916) L. KNUDSON a repris la question de l'absorption des sucres par les plantes supérieures, l'auteur a vérifié les résultats précédemment obtenus en ce qui concerne le Maïs, le Radis et les a étendus à plusieurs autres espèces végétales, Pois, *Phleum pratense*, *Vicia villosa*, Chou, Mélilot blanc, Trèfle incarnat. En dehors des faits déjà acquis ces nouvelles expériences montrent que les différentes plantes ne se comportent pas d'une manière identique vis à vis des divers sucres qu'on met à leur disposition, alors que le Maïs se développe le mieux en présence de glucose et de levulose, puis de saccharose et enfin de maltose, le Pois utilise dans un ordre décroissant le saccharose, le glucose et le maltose, alors que le Pois absorbe le lactose, le *Phleum* n'utilise pas ce sucre, du moins à la lumière, et nous supposons implicitement dans tout ce qui précède, que les cultures sont exposées à la lumière du jour

KNUDSON a montré de plus que les racines de *Vicia villosa* sont capables d'absorber le glucose alors que celui-ci est fourni à une grande dilution, celle de 90 milligrammes par litre par exemple; des cultures de *Vicia* faites en présence de 50 centimètres cubes d'une telle solution en extraient le glucose au bout d'un mois, alors que des flacons témoins présentaient encore les réactions du sucre réducteur introduit

Nous retrouverons ailleurs les résultats qu'a obtenus l'auteur touchant la manière dont les sucres

fournis artificiellement à une plante supérieure influent sur la respiration, mais signalons encore le fait que certains sucres peuvent se comporter comme des poisons dans les conditions de culture que nous envisageons, c'est ainsi que le galactose est toxique pour la Vesce et le Pois, même à la concentration de 0,0125 %, les racines apparaissent nettement altérées. Nous avons étudié précédemment le phénomène d'antitoxicité, surtout en ce qui concerne les substances minérales, nous en retrouvons ici un exemple remarquable s'appliquant aux sucres, si on vient à ajouter à une solution nutritive contenant du galactose une certaine quantité de glucose, l'effet toxique du premier sucre disparaît, l'action venéneuse exercée par le galactose à la concentration de 0 M, 05 est neutralisée par l'addition de glucose à la concentration de 0 M, 10, Knudson pense que le galactose agit par les produits d'oxydation qui en dérivent à l'intérieur des cellules et que le glucose doit agir comme antitoxique en empêchant la pénétration du galactose, comme cela a lieu entre substances minérales

3 Action de la lumière sur l'utilisation des sucres

Nous avons ordinairement supposé dans ce qui précède, que les cultures étaient exposées aux alternances normales de jour et de nuit, si elles sont maintenues d'une manière constante à l'obscurité on observe bien encore une augmentation du poids de la matière sèche par rapport à un témoin auquel

on ne donne pas de sucre, comme l'ont montré les expériences de MAZÉ sur la Vesce de Narbonne, mais cette augmentation porte souvent sur des récoltes qui restent inférieures au poids de la substance sèche de la graine, les nombres que je transcris ci-dessous sont empruntés au travail de KAUDSON et correspondent aux poids obtenus au bout de 30 jours pour des plantules de Maïs exposées à la lumière ou maintenues à l'obscurité :

			LUMIÈRE	OBSCURITÉ
POIDS DE SUBSTANCE SÈCHE	Graine		296	296
	PLANTE CULTIVÉE SUR	Solution minérale	219	162
		— + glucose 2 %	423	276
		— + lévulose 2 %	425	257
		— + maltose 2 %	311	256
		— + saccharose 2 %	381	247

La lumière favorise donc très nettement l'assimilation des sucres considérés. Une série de recherches ont été effectuées en vue de déterminer quelle était l'intensité lumineuse optimale pour l'utilisation des matières organiques par les plantes supérieures, et de comparer cette intensité à celle qui correspond au phénomène chlorophyllien de l'assimilation du gaz carbonique.

Prenons avec LUBIMENKO, des plantules de *Pinus*.

Pinea débarrassées de leur endosperme et plaçons-les sur des solutions sucrées à différentes intensités lumineuses, on constate que l'assimilation du sucre croît tout d'abord avec l'intensité de l'éclairage, passe par un maximum, puis décroît, or la diminution a déjà lieu pour une intensité lumineuse très faible, si faible que l'assimilation chlorophyllienne commence à peine à se manifester.

Des expériences analogues ont été réalisées par LUBIMENKO avec des fruits d'*Acer pseudoplatanus*, ceux-ci sont normalement verts, si on vient à les enfermer de bonne heure dans des sacs plus ou moins pénétrables à la lumière, on constate qu'à l'obscurité complète il n'y a aucun développement, les jeunes fruits tombent, ne pouvant utiliser les substances nutritives qui leur arrivent, à un éclairage très faible, réalisé à l'intérieur de sacs de papier noir, le développement apparaît comme normal en ce qui concerne le volume, le poids, la quantité de réserves, et cependant il ne s'est pas formé de chlorophylle, comme on peut s'en assurer au spectroscope.

Il faut donc très peu de lumière pour réaliser l'assimilation des matières organiques venant de la tige ou absorbées à partir d'une solution artificielle et son intervention apparaît à LUBIMENKO comme étant sans rapport avec le phénomène chlorophyllien.

KNudson a observé d'autre part que la lumière peut intervenir en empêchant l'utilisation de certains sucres qui sont absorbés à l'obscurité, ce serait le cas du lactose pour le *Phleum pratense*, de

même le facteur considéré pourrait modifier la valeur alimentaire relative des différents sucres.

L'action de très faibles intensités lumineuses sur l'absorption des sucres paraît d'ailleurs différente de celle qu'on observe pour des plantes entières, se développant à des intensités lumineuses normales et présentant une assimilation chlorophyllienne importante, du fait de cette dernière il se produit un grand développement des organes et on peut concevoir que l'absorption des sucres arrive alors à varier proportionnellement au poids même de la plante. C'est ce qu'ont observé M^{re} CEBRIAN DE BESTIRO et M MICHEL-DURAND avec des Pois cultivés à des éclairagements représentés par $1/9$, $1/3$, $1/2$ et 1 de l'éclairage naturel normal, les cultures étaient effectuées de manière à ce que les organes aériens se développent dans l'atmosphère libre, on observait aussi les quantités suivantes de glucose absorbé, qui se trouvent être sensiblement proportionnelles aux poids des plantes, il s'agit ici d'une action indirecte de l'éclairage sur l'absorption des sucres par les racines

ECLAIREMENTS	GAIN EN SUBSTANCE SÈCHE	GLUCOSE ABSORBÉ
$1/9$	47	123
$1/3$	391	315
$1/2$	534	394
1	826	541

4 Utilisation des glucosides fournis artificiellement à la plante

Nous avons vu que la nature physiologique des glucosides reste encore sujette à controverse lorsqu'on ne fait appel pour la résoudre qu'à des considérations tirées des variations quantitatives de ces produits au cours du développement des différents organes. Il est bien évident que le problème serait résolu d'une manière définitive si, en faisant absorber des glucosides aux plantes qui les produisent, on pouvait observer soit une action toxique, soit une utilisation démontrée par la disparition du produit considéré et par une augmentation corrélative du poids de la matière sèche de la plante.

Certaines expériences ont été faites tout d'abord sans précautions particulières d'aseptie, comme les premières réalisées sur les sucres, c'est ainsi que CORNEVIN rechercha quelle est l'action de la saponine de l'*Agrostemma Githago* sur la germination de cette plante; les graines dont le tégument était entaillé, étaient imbibées d'une solution de saponine pendant un temps variant de 6 à 48 heures, puis mises à germer en terre; l'auteur constata que la saponine n'empêche absolument pas la germination, elle n'agit pas comme toxique.

Mais ce sont les expériences de CIAMICIAN et RAVENNA qui doivent nous retenir, ces auteurs ont fait absorber des glucosides (salicine, arbutine) ou leurs produits de dédoublement (saligénine, hydroquinone, salicylate de méthyle) à de jeunes

plantes de Mais, de Haricot , soit par leurs racines, soit au moyen d'entailles pratiquées dans la tige, cette seconde technique consistait à réaliser des cavités de 2 centimètres de profondeur, de 6 centimètres de long et de 1 centimètre de largeur, à les remplir du produit expérimenté et à les fermer à l'aide du lambeau correspondant d'écorce, qui était laissé adhérent à la tige, une ligature et une obturation à la paraffine assuraient la permanence du contact des produits introduits avec les tissus de la plante

Dans ces conditions on voit que les glucosides sont mieux supportés par le végétal que leurs produits aromatiques de dédoublement, si on fait ainsi absorber de la saligénine à du Mais, on constate qu'une partie de cette substance disparaît par oxydation et qu'une autre se transforme en un glucoside qui n'est autre que la salicine et il s'établit un équilibre entre les quantités de saligénine libre et de salicine. CIAMICIAN et RAVENNA adoptent l'opinion suivant laquelle les glucosides seraient des matières de réserve, mais de ce qu'il s'est produit dans le Mais de la salicine à partir de la saligénine et des sucres de la plante cela ne prouve pas nécessairement que la salicine soit une substance capable de se comporter comme alimentaire, nous ne savons pas encore si la plante peut augmenter la masse de sa matière sèche aux dépens de la substance considérée

R COMNES a utilisé la méthode des cultures aseptiques pour chercher à déterminer ce dernier point, le glucoside était mis à la disposition des racines

soit d'une plante de l'espèce végétale produisant la substance étudiée, soit d'une plante d'une autre espèce n'élaborant pas ce corps

Si on s'adresse par exemple à la saponine de l'*Agrostemma Githago*, on constate que cette plante se développe d'une manière normale, même en présence de solutions très concentrées en glucoside (jusqu'à 10 %), mais si la substance ne se comporte pas comme toxique, on n'observe aucune augmentation du poids de la plante mise en sa présence, on retrouve d'autre part toute la saponine à la fin de l'expérience dans le milieu de culture, la saponine n'a pas été absorbée

Remplaçons l'*Agrostemma Githago* par le Pois, le Radis, qui ne fabriquent pas de saponine, nous ne constatons pas davantage d'absorption, mais il se produit une action toxique très marquée sur les racines de la plante cultivée en présence de saponine, et cela même à des dilutions considérables (0,01 %), il en résulte une diminution appréciable pour le poids de la matière sèche. La méthode applicable au cas des sucres solubles, ne l'est donc pas ici, en raison de l'imperméabilité de la racine vis à vis du glucoside envisagé, la question reste donc encore posée de savoir si les glucosides sont bien des matières de réserve pour les plantes supérieures

5 Utilisation des acides organiques par les plantes supérieures

La méthode des cultures aseptiques a permis également à RAVIN de rechercher si les acides orga-

riques peuvent se comporter comme des sources de carbone pour les végétaux vasculaires, les recherches ont porté sur le Radis, à la disposition duquel on mettait un liquide uniquement minéral (liquide de Knop), le même liquide additionné de glucose (culture fonctionnant comme second témoin) ou d'un acide organique, celui-ci était offert

à la plante à une dilution correspondant au $\frac{1}{200}$ de

leur poids moléculaire, sous forme d'acide libre ou de sel potassique; l'influence du potassium ajoutée dans ce dernier cas pouvait être appréciée par une culture dont le liquide nutritif contenait du sulfate ou du chlorure de potassium, quant au glucose introduit dans le second milieu témoin, il correspondait à la même quantité de carbone que celle de l'acide considéré, les chiffres suivants donnent une idée de l'utilisation des acides organiques, au cours de cultures effectuées en atmosphère confinée.

		POIDS DE MATIÈRE SÈCHE
Solution de Knop		11,7
—	+ glucose	30,5
—	+ acide malique	29,3
—	+ acide tartrique	24,9
—	+ acide succinique	34,8
—	+ acide citrique	32,8
—	+ sulfate de potassium	17
—	+ malate bipotassique	29,9
—	+ citrate tripotassique	26,8
—	+ tartrate monopotassique	26,5
—	+ succinate monopotassique	31,5

L'acide oxalique s'est comporté comme toxique, mais on voit que les acides qui viennent d'être mentionnés sont nettement utilisés par la plante dont ils augmentent le poids sec d'une manière très appréciable, c'est l'acide succinique qui apparaît comme constituant la meilleure source de carbone organique

6 Utilisation des alcools par les végétaux supérieurs

Leurs expériences sur l'utilisation des sucres par les plantes vasculaires ont conduit MAZÉ et PERRIER à rechercher si les alcools éthylique et méthylque pouvaient constituer une source de carbone pour les plantes supérieures, si on vient à remplacer la solution nutritive d'un Mais se développant à la lumière par des solutions d'alcool éthylique ou d'alcool méthylque à 0,5 % on observe une action très différente; la première substance se comporte nettement comme toxique; le développement se trouve arrêté et les auteurs rapportent le fait à la formation d'aldéhyde. Dans le second cas, on ne constate pas d'action nuisible et le développement paraît activé, sans que les auteurs aient établi une augmentation dans le rendement en matière sèche du fait de l'alcool absorbé. Si ce dernier point était démontré on se trouverait en présence d'un argument important en faveur de l'hypothèse suivant laquelle l'aldéhyde formique serait le premier corps formé dans l'assimilation chlorophyllienne.

Ajoutons que MAZÉ et PERRIER n'ont obtenu que des résultats négatifs dans leurs essais de produc-

tion d'amidon par des rameaux débarrassés de ce corps par un séjour à l'obscurité et à qui on faisait ensuite absorber de l'alcool méthylique

B — NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES CRYPTOGAMES VASCULAIRES ET DES MOUSSES

Quelques recherches ont été de même effectuées sur des plantes vertes autres que des Phanérogames en ce qui concerne l'utilisation des substances organiques ternaires. C'est ainsi que les prothalles de différentes Fougères ont été obtenues en cultures aseptiques par G. PERRIN à partir de spores sur des milieux glucoses, la présence de sucre rend le développement beaucoup plus rapide et permet de le pousser plus loin. J'ai moi-même montré que divers sucres (glucose, lévulose, saccharose) favorisent d'une manière très intense la germination des spores d'*Equisetum* et le développement des prothalles de ces végétaux.

P. BECQUEREL et C. SERVETTAZ ont, de leur côté, effectué des cultures de Mousses à partir de leurs spores et montré que ces plantes sont elles aussi capables d'utiliser le carbone des substances sucrées. Les Mousses ne paraissent pas utiliser l'empois d'amidon, l'inuline, ni les gommes et les dextrines, les disaccharides (saccharose, maltose, lactose) sont faiblement absorbés, le glucose et le lévulose se comportent au contraire comme d'excel-

lents aliments, à condition de ne pas dépasser la concentration de 1%. La chlorophylle des Mousses est très sensible à la présence des sucres dans le milieu nutritif et s'affaiblit nettement en leur présence, comme nous allons le voir se produire pour certaines Algues, les Mousses présentent également en commun avec ces derniers végétaux le caractère de pouvoir développer leur pigment assimilateur à l'obscurité

L'assimilation des sucres par les Mousses a encore lieu à l'obscurité, en présence de sucres, mais, comme pour les Phanérogames, d'une manière très réduite

C — NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES ALGUES

La question de nutrition organique des Algues a donné lieu à de nombreux travaux, les uns effectués sans aseptie, les autres à partir de cultures pures, les Algues vertes qu'on a réussi à obtenir ainsi sont des espèces unicellulaires, telles que les *Scenedesmus*, *Chlorella*, *Protococcus*, *Pleurococcus*, *Stichococcus*, *Chloiothecium*, *Cystococcus*, on a pu également réaliser des cultures pures de certaines Diatomées. On a employé soit des milieux liquides, soit des tranches de Carotte, de Pomme de terre, ou le plus souvent des solutions nutritives rendues solides par l'addition de gélatine, de gelose ou encore de silice gélatineuse

Il est aisé de se rendre compte que plusieurs subs-

tances sucrées peuvent jouer vis à vis des Algues le même rôle que les produits provenant de l'assimilation chlorophyllienne, la croissance est augmentée dans de grandes proportions par l'addition au milieu nutritif minéral de divers sucres, nous avons montré par exemple, MATRUCHOT et moi, dans un travail relatif au *Stichococcus bacillaris*, que les sucres les plus favorables au développement de cette Algue sont, par ordre décroissant d'action, le glucose, le levulose, la dextrine, les gommes, la glycérine, la mannite, le saccharose, l'inuline et enfin l'amidon, de même KRUGER a donné pour le *Chlorella protothecoides* la liste suivante. glucose, galactose, glycérine, maltose, dextrine, lactose, le saccharose, l'inuline et la mannite sont sans action, le *Chlorothecium saccharophilum* n'assimile pas la glycérine, mais utilise la mannite. Il existe donc pour les Algues vertes, comme pour les végétaux supérieurs, des différences spécifiques relativement à la nature des sucres utilisés

Ce qui distingue le plus les Algues étudiées en cultures pures des plantes vasculaires, en ce qui concerne la nutrition organique, c'est l'action beaucoup plus faible, quelquefois nulle, qu'exerce la lumière à cet égard, c'est ainsi que les *Chlorella* et les *Stichococcus* se développent parfaitement à l'obscurité en présence de sucres utilisables, la coloration verte est atténuée dans ce cas, mais cela est dû à la présence du sucre et non à l'obscurité, car on observe le même phénomène à la lumière, la chlorophylle des Algues en question se comporte donc d'une manière différente de celle des

végétaux supérieurs, puisque, pour ces derniers, le glucose détermine une accentuation du pigment et que celui-ci est très généralement incapable de se former à l'obscurité

On a étudié à plusieurs reprises la valeur alimentaire des acides organiques vis à vis des Algues, la plupart des travaux ont d'ailleurs été effectués sans aseptie, mais portaient sur des cultures de courte durée. Les résultats sont encore fonction de l'espèce végétale envisagée, c'est ainsi que Bokorny, expérimentant sur des *Cladophora*, *Vaucheria*, *Spirogyra*, *Zygnema* et des Diatomées, a pu mettre en évidence l'utilisation des acides acétique et succinique fournis à la dose de 0,1 % et neutralisés par du potassium, du sodium ou du calcium, de son côté l'acide oxalique se comporte comme un poison, même à la dose de $1 \cdot 10^5$. D'autres auteurs ont montré que les acides citrique, tartrique, lactique, malique favorisaient le développement de certaines Algues. L'assimilation des acides organiques se trouve nettement favorisée par la lumière. RAVIN est le seul qui ait évalué l'action de ces substances par la mesure de la substance sèche élaborée, le poids des récoltes du *Chlorella* est très faible en présence des acides libres ou de leurs sels acides, les sels neutres sont au contraire bien utilisés, nous sommes en présence de végétaux très sensibles à l'acidité du milieu. Des cultures d'environ quatre mois ont donné les récoltes suivantes (milligrammes de substance sèche) :

Molisch	35
Glucose	48

ACIDES LIBRES

Acide succinique	20
— oxalique	50
— citrique .	31
Molisch	33,5
+ KCl	40
+ SO ⁴ K ²	42,5
+ glucose	61

SELS ACIDES

Malate monopotassique	23
Succinate monopotassique	27,5
Oxalate monopotassique	32
Citrate monopotassique	21,5
Citrate bipotassique	27

SELS NEUTRES

Malate bipotassique	37
Tartrate bipotassique	49
Succinate bipotassique	50
Oxalate bipotassique	68,5
Citrate tripotassique	61

La détermination de la dose toxique des acides libres ou de leurs sels acides ou neutres montre d'ailleurs que c'est bien la fonction acide qui intervient pour expliquer ces différences ; les acides

libres deviennent des poisons à la dose de $\frac{M}{2\ 000}$

par litre, pour les sels acides la limite est de $\frac{M}{100}$,

elle n'est plus que de $\frac{M}{20}$ pour les sels neutres.

Les Algues vertes peuvent, d'après Bokorny, utiliser l'alcool méthylique et former à partir de ce corps, de l'amidon, alors que l'alcool éthylique n'est pas alimentaire et se comporte aisément comme toxique. Nous nous rappelons d'autre part que l'aldéhyde formique, fourni sous la forme de méthylsulfonate acide de sodium, est également utilisé par ces végétaux, il en serait de même pour

le méthylal $\text{CH}_2 \begin{cases} \text{CO CH}_3 \\ \text{CO CH}_3 \end{cases}$

D — UTILISATION DE L'HUMUS PAR LES VÉGÉTAUX CHLOROPHYLLIENS

Toutes les recherches dont il vient d'être question et qui sont relatives à l'utilisation directe des substances organiques par les plantes vertes ont surtout un intérêt théorique, quand les substances relativement simples que nous avons considérées existent dans le sol ce n'est qu'en très faible quantité, mais nous avons vu que le point de départ des expériences que nous venons de relater est la question de l'utilisation du carbone des matières assez complexes qui constituent l'humus, il est nécessaire de revenir sur cette question à la lumière des faits dont elle a provoqué la découverte.

On a tout d'abord recherché si des matières organiques fournies artificiellement au sol, dans les conditions ordinaires de végétation, pouvaient influencer sur le rendement des cultures J LAURENT a comparé la récolte des Betteraves obtenues dans un sol normal et dans ce même sol arrosé par une solution de glucose à 1 ‰, il a obtenu les nombres qui suivent

	POIDS DES RACINES	
	SUBSTANCE FRAICHE	SUBSTANCE SÈCHE
Pas de glucose	44	5,50
Glucose	40	5,82

La matière sèche est un peu plus considérable en présence du glucose, mais dans d'autres expériences les résultats étaient inverses, si bien que rien de net ne ressort de pareilles expériences. On comprend d'ailleurs que le glucose favorise le développement des moisissures dans le sol et l'intervention de celles-ci crée un ensemble de conditions mal définies qui peuvent avoir des conséquences variables. On ne peut mettre en évidence d'une façon certaine une augmentation dans le rendement qu'au cours d'expériences de courte durée, qui sont alors analogues à celles qu'on a effectuées à partir d'organes coupés mis en présence de différentes solutions organiques.

Reprenant la méthode des cultures pures, J. LAURENT a cherché à lui demander la solution de l'utilisation de la matière noire du sol, de l'acide humique, préparé artificiellement par l'action de l'acide chlorhydrique étendu sur le saccharose, est neutralisé par du carbonate de potassium, un gramme d'acide est dissout sous cette forme saline dans un litre d'eau qui est porté à l'ébullition pour chasser le gaz carbonique. Après vingt et un jours de culture de plantules de Maïs, l'acide humique non absorbé est précipité par l'acide chlorhydrique et on peut évaluer la quantité de cette substance qui disparaît, LAURENT a constaté ainsi qu'au bout de trois semaines de développement, trois plantules, provenant de grains pesant ensemble 1.125 milligrammes à l'état sec, présentaient un poids de substance sèche égal à 1 060 milligrammes et que 30 milligrammes d'acide

humique avaient disparu. On est ainsi conduit à admettre une absorption de l'humus, mais l'augmentation de substance sèche reste négative, elle s'est seulement montrée moins considérable en valeur absolue qu'en présence d'eau pure (65 milligrammes au lieu de 175 milligrammes), les plantes cultivées sur la solution d'humate de potassium paraissaient plus vigoureuses et LAURENT arrive à conclure que la substance ajoutée favorise le développement en activant l'assimilation chlorophyllienne, il n'est d'ailleurs pas tenu compte de l'action du potassium ajouté en même temps que l'acide humique et qui ne se retrouve pas dans le témoin. Dans les vaisseaux du bois des racines, l'auteur a observé l'existence d'un produit qu'il considère comme représentant la matière humique, ce qui mettrait en évidence son absorption.

Mais, pour avoir une démonstration directe de la nature alimentaire de l'humus vis à vis des plantes supérieures, il est nécessaire d'établir, comme cela a été fait pour les sucres, qu'on retrouve dans la plante le carbone de la substance absorbée, et cela dans des conditions telles qu'il n'existe que cette source de carbone pour la plante considérée. J'ai cherché à effectuer le bilan du carbone pour des Radis cultivés sur du terreau stérilisé, en tubes hermétiquement fermés, de manière à ce que le gaz carbonique de l'atmosphère n'intervienne pas, si C_g est la quantité de carbone contenue dans la graine, C_p celle qui se trouve dans la plante développée, la différence $C_p - C_g$ correspondra au carbone utilisé à partir de l'humus, si toutefois il ne

se produit pas de gaz carbonique à partir du terreau stérilisé

Or il se trouve que cette dernière condition n'est pas réalisée, le terreau dégage constamment du gaz carbonique, provenant d'une oxydation lente, indépendante de l'existence de microorganismes, un tube témoin fermé, contenant une quantité identique de terreau stérilisé, permet d'évaluer ce dégagement auquel correspond une quantité C_h de carbone, on constate en mesurant le carbone C_g et C_p par combustion, qu'on a $C_p = C_g + C_h$ aux erreurs d'expériences près, c'est à dire que le gain en carbone de la plante est uniquement dû à l'assimilation du gaz carbonique dégagé par le terreau, il n'y a donc pas eu d'utilisation *directe* de la matière noire, le dégagement de gaz carbonique par le terreau intervient d'ailleurs sur le développement des plantes cultivées sous cloches ou sous châssis, l'action de l'humus sur la végétation à l'air libre des plantes autotrophes n'en est pas moins indéniable, mais il faut la rapporter à ses propriétés physiques, ainsi qu'aux composés azotes, au fer, etc, contenus dans la matière noire du sol

E. — PLANTES VERTES PARASITES ET SAPROPHYTES

Nous avons signalé au chapitre précédent l'existence de plantes vasculaires dépourvues de chlorophylle et dont la nutrition carbonée était assurée

par une vie parasitaire ou saprophytique, il n'y a d'ailleurs aucune opposition nécessaire entre ces deux genres d'existence et la présence de la chlorophylle, certaines espèces se comportent en effet à la fois comme autotrophes et comme hétérotrophes



Fig. 87 — Gui implanté dans la tige d'un Pommier

Le Gui (fig. 87), les *Loranthus* (Loranthacées) sont des plantes vertes vivant en parasites sur différents arbres, dans la famille des Scrofulariées on trouve tous les intermédiaires entre des espèces bien vertes, franchement autotrophes, telles que les

Véroniques, et les Orobanches qui sont exclusivement heterotrophes et ne présentent plus trace de chlorophylle, ce sont les *Euphiasia*, les *Bartsia*, les *Rhinanthus*, les *Pedicularis*, les *Melampyrum*, dont les racines présentent des suçoirs (fig 88) qui se fixent sur les racines d'autres espèces végétales. On ne connaît pas la nature ni l'importance des échanges de substances organiques qui s'effectuent par les suçoirs, mais l'étude expérimentale du pouvoir d'assimilation chlorophyllienne présenté par les feuilles de ces plantes peut nous renseigner indirectement sur le degré de parasitisme qu'elles présentent.

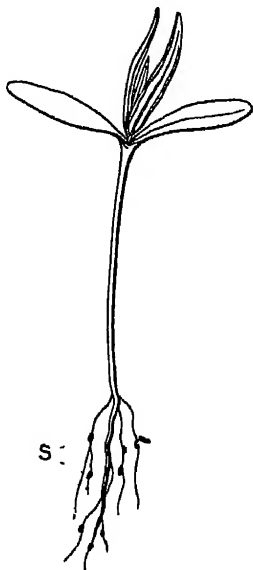


Fig 88 — Jeune plantule de *Melampyrum* dont les racines présentent des suçoirs S

Comparons par exemple l'assimilation chlorophyllienne du Gui et celle du Pommier à surface foliaire égale, on constate que si elle est représentée par 1 pour le Pommier elle est égale à 0,31 pour le Gui, soit sensiblement $\frac{1}{3}$, mais d'autre part les feuilles du Gui ne sont pas caduques et leur assimilation a lieu pendant toute l'année, si bien qu'on est conduit à penser que ce mode de nutrition car-

bonée est suffisant pour assurer le développement d'ailleurs très lent de la plante, le Gui se contenterait d'emprunter à son hôte l'eau et les substances minérales et cette hypothèse est en accord avec la relation anatomique qui existe entre le parasite et l'hôte, c'est en effet dans le bois, c'est à dire dans l'appareil conducteur de la sève brute, que s'enfoncent, à la manière de coins, l'appareil radiculaire du Gui

Avec les différentes espèces parasites vertes de la famille des Scrofulariees G BONNIER a constaté au contraire que le pouvoir d'assimilation chlorophyllienne peut être notablement plus faible que celui d'une espèce franchement autotrophe, telle qu'une Veronique; chez l'*Euphrasia officinalis* on n'observe jamais, même à une lumière intense, de dégagement d'oxygène, l'assimilation photosynthétique existe bien encore, mais reste insuffisante pour changer le sens des échanges gazeux respiratoires, il doit exister de toute nécessité pour cette plante une source organique de carbone. Pour le *Rhinanthus Crista-galli* et le *Bartsia alpina* on voit l'assimilation chlorophyllienne l'emporter sur la respiration, mais elle reste encore très faible, les *Melampyrum* et *Pedicularis* ont un pouvoir d'assimilation encore plus considérable, leur parasitisme est donc moins profond et cela explique que certains individus peuvent ne présenter que de rares suçoirs ou en être même tout à fait dépourvus

Les mycorhizes qui existent dans les plantes vasculaires dépourvues de chlorophylle se re-

trouvent dans bon nombre de plantes vertes (Pin, Hêtre, Aulne, Châtaignier, Éricacées) et y jouent vraisemblablement le même rôle nutritif, on admet souvent que le Champignon engagé dans cette symbiose vient y puiser des matières hydrocarbonées pour céder à son tour à la plante qui l'hospitalise des sels minéraux et des matières azotées, mais lorsque la chlorophylle de l'hôte vient à disparaître il faut bien admettre que le Champignon constitue également une source de carbone et par continuité on peut se demander s'il n'en est pas encore de même dans le cas des plantes restant vertes

Plusieurs espèces d'Orchidées, telles que le *Goodyera repens*, vivant dans l'humus gardent également une chlorophylle très active, mais présentent aussi une association fongique qui en font des plantes indirectement et partiellement saprophytiques, chez une autre Orchidée, le *Limodorum abortivum*, il existe encore une faible quantité de chlorophylle, masquée du reste par un pigment violet, et ne permettant qu'une assimilation qui reste toujours inférieure à la respiration; il s'agit encore d'une plante vivant en saprophyte par l'intermédiaire des mycorhizes qu'elle présente

Et ainsi se trouve établie de diverses manières une continuité complète entre les plantes vertes absolument autotrophes et celles qui, dépourvues de chlorophylle, sont exclusivement hétérotrophes, des transitions insensibles s'observent entre le premier genre de vie d'une part, le parasitisme et le saprophytisme d'autre part, la théorie de LIEBIG,

relative à la nutrition purement minérale des végétaux supérieurs, n'est donc pas absolument exacte, ici, comme à bien d'autres points de vue, on peut répéter *natura non facit saltus* et considérer nos cadres d'étude comme présentant une rigidité artificielle.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ACHALME (P) *Electronique et biologie* Paris, Masson, 1913
- ACTON (E -M) The assimilation of Carbon by green Plants from certain organic compounds *Roy Soc London*, 1889, t XLVII, p 150
- ANDRÉ (G) *Chimie agricole*, I, *Chimie végétale* Paris, Baillière, 1909
- ARMSTRONG (E -Fr) *The simple carbohydrates and the glucosides* 3^e éd Longmans, Green and Co, London, 1919
- ATKINS (W -R -G) Cryoscopic determinations of the osmotic pressures of some plants organs *Proc R Dublin Soc* , t XII, 1910, p 463
- AUBERT (E) *Recherches physiologiques sur les plantes grasses* Thèse de doctorat Paris, 1892.
- BAMBERGER (M) Die Harze, in WIESSNER, *Die Rohstoffe des Pflanzenreichs* 1900, 2^e éd , t. I, p 130
- BECQUEREL (P) Germination des spores d'*Atrichum undulatum* et d'*Hypnum velutinum* *Rev Gén Bot* , t XVIII, 1906, p 49
- BEIJERINCK (M -W) 1. — Kulturversuche mit Zoochlorellen *Bot Zeitung*, 1890, p 744
2 — Photobacteria as a Reactive in the Investigation of the Chlorophyllfunction *Koninkl Akad van Wetensch te Amsterdam*, 1901, p 45
- BENECKE (W) Ueber Kulturbedingungen einiger Algen. *Bot Zeitung*, 1898, t LVI, p 83.

- BERNARD (Cl) *Leçons sur les phénomènes de la vie* Paris, 1878
- BERTHELOT (D) Les effets chimiques des rayons ultra-violet
Rev gén Sc, 1911
- BERTHELOT (D) et GAUDECHON *Journ Pharm et Chimie*, 1910
- BERTRAND (G) Sur la préparation biochimique du sorbose *C R Acad Sc Paris*, CXXII, 1896, p 900
- BLACKMANN (F) and MATTHÆI (G) Quantitative Study of carbon-dioxide Assimilation and Leaf-Temperature in natural Illumination *Proc R Soc B*, 1905, t LXXVI, p 404
- BLACKMANN (F) and SMITH (M) Experimental Research on Vegetable Assimilation and Respiration VIII A New Method for Estimating the gaseous Exchanges of submerged Plants *Proc roy Soc London*, B, 1911, t LXXXIII
- BOCAT (L) Sur le pigment de l'*Oscillatoria cortiana* rouge *C R Soc biologie Paris*, t LXIV, 1908, p 101
- BOEHM (J) Ueber Stärkebildung aus Zucker *Bot Zeitung*, 1883, t XLI, p 33
- BOHLIN (K) Ueber die Kohensäure-Assimilation einiger grüner Samenanlagen *Botan Stud tillagnade F R. Kjellmann Upsala*, 1906, p 102
- BOKORNY (Th) 1 — *Lehrbuch der Pflanzenphysiologie* Berlin, 1898
- 2 — Ueber die Einwirkung von Methylalkohol und andern Alkoholen auf grüne Pflanzen und Mikroorganismen *Centralbl Bakter* II, 1911, t XXX, p 53
- BONNIER (G) Recherches physiologiques sur les plantes parasites *Bull Sc Nord Fr et Belgique*, 1893, t XXVIII
- BONNIER (G) et MANGIN (L) Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne *Ann Soc Nat. Bot.*, 7^e série, t III, 1886, p 5
- BORODIN (J) Über Chlorophyllkrystalle. *Bot Zeitung*, 1882, t. XL, p 608
- BOTTOMLEY (W.-B). et JACKSON (H) Observations préliminaires

- sur l'assimilation de l'oxyde de carbone par les plantes vertes
Bull Soc Chim, t. XXXII, 1904, p 492
- BOUILHAC (R) Influence de l'aldéhyde formique sur la végétation de quelques Algues d'eau douce *C R Acad Sc Paris*, t CXXXV, 1902, p. 1369
- BOURQUELOT (Em). Les matières sucrées chez les Champignons
C R. Acad Sc Paris, t CVIII, 1889, p 568 et t CXL, 1890, p 575
- BOUSINGAULT (J) *Agronomie, Chimie agricole et Physiologie*, 2^e éd 1860
- BRÉAL (E) Alimentation des végétaux par l'humus¹ et les matières organiques *Annales agronom*, 1894, t XX, p 353
- BROWN (H-T) and MORRIS (G-H) A contribution of the Chemistry and Physiology of foliage leaves *Journ Chim Soc Trans*, 1893, t LXIII p 804
- CAILLETET (L) 1 — Sur l'origine du carbone fixé par les végétaux à chlorophylle *C R Acad Sc Paris*, 1874, p 1476
2 — Sur l'origine du carbone assimilé par les plantes *C R Acad. Sc Paris*, t. CLII, 1914, p 1215
- CEBRIAN DE BESTEIRO (M^e D) et MICHEL-DURAND (M) Influence de l'éclairement sur l'absorption du glucose par les racines des plantes supérieures *Rev gén Bot.*, t XXXI, 1919, p 95
- CHARABOT (E) *Génèse des composés terpéniques dans les végétaux* Thèse Doctorat, Paris, 1900
- CHARABOT (E) et GATIN (C L) *Le parfum chez la plante* E S 1908
- CHARABOT (E) et HÉBER (A) Recherches sur l'évolution des composés terpéniques dans les végétaux *Ann de Chim et de Phys*, 8^e série, t I, 1904
- CHAUVEAUD (L -G.) Recherches embryogéniques sur l'appareil laticifère des Euphorbiacées *Ann Sc Nat. Bot*, 7^e série, t XIV, 1891
- CIAMICIAN (G) et RAVENNA (C) Sintesi della salicina per mezzo

- della piante *Rendiconti d R Acad dei Lincei*, série 5, t XVIII, 1909, p 419 et p 594
- CLAUTRIAU (G) Etude chimique du glycogène chez les Champignons et les levures *Mém Acad roy de Belg* , 1895
- COLIN (H) 1 — Le saccharose dans la Betterave, formation et disparition *Rev gén Bot* , t XXVIII, 1916, p 289 et t XXIX, 1917, p 21
- 2 — L'inuline chez les végétaux, génèse et transformation *Rev gén Bot* , t XXXI, 1919, p 75
- COMBES (R) 1 — Rapports entre les composés hydrocarbonés et la formation de l'anthocyane *Ann Sc Nat Bot* , 9^e série, t IX, 1909 p 275
- 2 — Recherches sur la formation des pigments anthocyaniques *C R Acad Sc Paris*, 1911, t CLIII, p 886
- 3 — Sur une méthode de culture des plantes supérieures en milieux stériles *C R Acad Sc Paris*, t. CLIV, 1912, p 891
- 4 — Sur la présence, dans les feuilles et dans les fleurs ne formant pas d'anthocyane, de pigments jaunes pouvant être transformés en anthocyane. *C R Acad Sc Paris*, 1914, t CLVIII, p 272
- 5 — Recherches biochimiques expérimentales sur le rôle physiologique des glucosides chez les végétaux *Rev gén Bot* , t XXIX, 1917 et t XXX, 1918
- COUPIN (H) Sur les plantes qui verdissent à l'obscurité *C R Acad. Sc Paris*, 1920, t CLXX, p 1071
- COURCHET (M) Recherches sur les chromoleucites *Ann Sc Nat Bot* , 7^e série, 1888, t VII, p 361
- CZAPEK (F) *Biochimie der Pflanzen*, 2^e éd., 1913
- DANGEARD (P -A) Phototactisme, assimilation, phénomènes de croissance. *Bull. Soc Bot Fr* , t LVII, 1910, p 315
- DEHÉRAIN (P -P) *Traité de chimie agricole* Paris, 1902, Masson

- DEHÉRAIN (P) et DEMOUSSY (M) Démonstration expérimentale de la décomposition de l'acide carbonique par les feuilles insolées *C R Acad Sc Paris*, t CXXXV, 1902, p. 274
- DEHÉRAIN (P) et MAQUENNE (L) Sur la décomposition de l'acide carbonique par les feuilles éclairées par des lumières artificielles *Ann Sc Nat Bot*, 6^e série, 1880, t IX, p 47
- DEMOUSSY (M) 1 — Sur la végétation dans des atmosphères riches en gaz carbonique *C. R Acad Sc Paris*, t CXXXVI, 1903, p 325 et t CXXXIX, 1904, p 883
2. — Influence de la végétation de l'acide carbonique emis par le sol *C R Acad Sc Paris*, t CXXXVIII, 1904, p 291
- DUCLAUX (J) *La chimie de la matière vivante* Paris, 1910
- ENGELMANN (Th -W) 1 — Ueber Sauerstoffausscheidung in Mikrospektrum *Bot Ztg*, t XL, 1882, p 419
- 2 — Farbe und Assimilation *Loc cit*, t XLI, 1883, p 1
- 3 — Couleur et assimilation *Ann Sc Nat Bot*, 6^e série, 1883, t XV, p 357.
4. — Neue methode zur Untersuchung der Sauerstoffabscheidung pflanzlicher und tierischer Organismen *Bot Zeitung*, 1881, t XXXIX, p 441, 1883, p 1, 1886, p 43
- 5 — Recherches sur les relations quantitatives entre l'absorption de la lumière et l'assimilation *Arch néerl*, 1884, XIX, p 186
- 6 — Technique et critique de la methode des Bactéries *Arch néerl.*, 1886, t XXI
- 7 — Ueber Blutfarbstoff als Mittel um den Gaswechsel von Pflanzen im Licht u im Dunkeln zu unterscheiden *Biolog Cbl*, 1888-89, t VIII, p 36
- ETARD (A) *La biochimie et les chlorophylles* Paris, 1906
- EVEREST (A -E) The production of Anthocyanins and Anthocyanidins *Proc Roy Soc London*, B, t XC, 1918, p 251
- FAMINIZINE Décomposition de l'acide carbonique par les plantes

exposées a la lumière artificielle et de l'influence de l'intensité de la lumière sur la décomposition de l'acide carbonique par les plantes *Ann Soc Nat. Bot* , 6^e série, 1880, t IX

FRIEDEL (J) *L'assimilation chlorophyllienne aux pressions inférieures a la pression atmosphérique* Thèse Doctorat Paris, 1902

FUNARO (A) Studien über die Bildung der fetten Öle und über die Reifung der Oliven *Landw Versuchsstat* , t XXV, 1880, p 52.

GARREAU *Ann Sc Nat Bot* , 3^e série, t XV, 1850, p 5 et t XVI, 1851, p. 271.

GATIN-GRUZEWSKA (Z) Sur la composition du grain d'amidon. *C R Acad Sc Paris* t CXLVI, 1907, p 540

GERBER (C) Recherches sur la formation des réserves oléagineuses des graines et des fruits *C R Ac Sc Paris*, t CXXV, 1897, p 732

GIRARD (A) Recherches sur le développement de la Betterave a sucre, *Ann Inst Agronom* , t X, 1886

GODLEWSKI (E) Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung der Blätter von dem Kohlensäuregehalt der Luft *Arbeiten der bot Instituts in Würzburg*, 1873, t I, p 313

GOLDFLUS (M^{lle} M) Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne à travers la liège *Rev gén Bot* , t XIII, 1901, p 49

GORIS (A) 1. — *Recherches microchimiques sur quelques glucosides et quelques tannins végétaux* Thèse, Paris, 1903

2 — *Localisation et rôle des alcaloïdes et des glucosides chez les végétaux* Paris 1914

3 — Sur les constituants des essences de primevère *Bull. Soc Chimie biolog* , 1919, t, I, 163

GRAFE (V) 1 — Studien über das Anthocyan I, II u III *Mitth Sitzber d Kais Akad d Wiss in Wien*, 1906, 1909, 1911

2. — Gummisubstanzen, Hemizellulosen, Pflanzenschleime,

Pektinstoffe, Huminsubstanz, in ASDERHALDEN *Biochim. Handlexikon*, 1914, t II

GRIFFON (Ed) L'assimilation chlorophyllienne et la coloration des plantes *Ann. Sc Nat Bot*, 8^e série, 1889, t II.

2 — L'assimilation chlorophyllienne dans la lumière solaire qui a traversé les feuilles *Rev gén Bot*, 1904, t XII

GRUZEWSKA (M^{me} Z) Contribution à l'étude de la laminarine *C R Acad Sc Paris*, 1920, t CLXX, p. 524

HARTWICH (C) et UHLHANN (W) Beobachtungen über den Nachweis der fetten Oeles und seine Bildung, besonders in der Olive *Arch Pharm*, t CCXL, 1902, p 471

2 — Ueber den Nachweis fetter Oele durch mikrochemische Verseifung *Arch f. Pharm*, 1903, t CCXLI, p 411.

HARZ (C) Ueber die Entstehung der fetten Oeles in der Oliven. *Sitz ber d K Akad d Wiss Wien*, t LXI, 1870, p 930.

HOPPE-SEILER (F) Einfacher Versuch zur Demonstration der Sauerstoffausscheidung durch Pflanzen im Sonnenlichte *Zeitschr f physiol. Chemie*, 1878-78, t II, p 425.

INGENHOUSZ *Recherches sur les plantes*, 1779

IWANOW (S) Ueber den Stoffwechsel beim reifen ölhaltiger Samen mit besonderer Berücksichtigung der Oelbildungsprozesse *Beih bot Centralbl*, t XXVIII, 1912, p 159

JØRGENSEN (L) and KING (F) Some Photochemical Experiments with Pure Chlorophyll and their Bearing on Theorie of Carbon Assimilation *Proc. Roy Soc London. B*, t LXXXIX, 1917, p 342

JOST (L) *Vorlesungen über Pflanzen physiologie* 2^e ed, Jena, 1908

KNIEP (H) *Photosynthese* in Handwörterbuch der naturwissenschaften. Jena, 1912

KNIEP (H.) et MINDER (F), Ueber die Einfluss verschiedenfarbigen Lichtes auf die Kohlensäureassimilation *Zeitschr f Bot*, t I, 1909, p 630,

- KNUDSON (L) 1 — Influence of certain carbohydrates on green plants *Cornell Univers Agricult exper Stat*, Ithaca, 1916, Mem 9
- 2 — The toxicity of galactose and mannose for green plants and the antagonistic action of other sugars toward these *Amer Journ Bot*, t IV, 1917, p, 430
- KOHL (F -G) Die assimilatorische Energie der blauen und violetten Strahlen des Spektiums *Bei d deuts bot Gesellch*, t XV, 1897, p 111
- KORSAKOFF (M) Recherches biochimiques sur les Saponines. *Rev gén Bot*, t XXVI, 1914, p 225
- KOVESSI (F) Recherches biologiques sur l'aoutement des sarments de la Vigne. *Rev gén Bot*, t XIII, 1911, p 193
- KRASCHENINNIKOFF (Th) La plante verte absorbe-t-elle l'oxyde de carbone? *Rev gén Bot*, t XXI, 1909, p 177
- KRAUS *Zur Kenntniss der Chlorophyllfarbstoffe* Stuttgart, 1872.
- KYLIN (H) 1 — Ueber Phykoerythrin und Phykocyan bei *Ceramium rubrum* *Hoppe Seylers Zeitschr. f physiol Chemie* 1910, t LXIX, p 169
- 2 — Ueber die roten und blauen Farbstoffe der Algen, *Zeitschr f physiol Chemie*, t LXXVI, 1912, p 396
- 3 — Ueber die Farben der Florideen und Cyanophyceen. *Svensk bot Tidskr*, t VI, 1912, p 534
- LABORDE (J) Recherches physiologiques sur une moisissure nouvelle, *Eurotiopsis Gayoni* Thèse Doct Paris, 1896
- LANGLEY La distribution de l'energie dans le spectre normal. *Ann Chim et Phys.*, 5^e serie, t XXV, 1882, p. 212
- LAPICQUE (L) Variations saisonnières dans la composition chimique des Algues marines *C R Acad Sc Paris*, t CLXIX, 1919, p 1426
- LAURENT (Em) Recherches expérimentales sur la formation d'amidon dans les plantes aux dépens de substances organiques *Soc roy bot Belgique*, 1887, Bull 26, pp 243 270.

- LAURENT (J) Recherches sur la nutrition carbonée des plantes vertes à l'aide de matières organiques *Rev gén Bot*, 1904, t XVI, p 14
- LECLERC DU SABION 1 — Sur les réserves oléagineuses de la Noix. *Rev gén Bot*, t IX, 1897, p 313
- 2 — Recherches sur les réserves hydrocarbonées des bulbes et des tubercules *Rev gen Bot*, t X, 1898
- 3 — Recherches physiologiques sur les matières de réserve des arbres *Rev gén Bot*, 1904, t XVI et 1906, t XVIII
- 4 — *Traité de physiologie végétale et agricole* Paris, 1911.
- LECOMTE (H) Contribution à l'étude du liber des Angiospermes. *Ann Sc Nat Bot*, 7^e série, t X, 1889
- LINDPT (L.) Sur le pouvoir électif des cellules végétales vis à vis du dextrose et du lévulose *C R Acad Sc. Paris*, 1911, t CLII, p. 775
- LUBIMENKO (W) 1 — Sur la sensibilité de l'appareil chlorophyllien *Rev gén Bot*, 1905, t XVII
- 2 — Influence de l'absorption des sucres sur les phénomènes de la germination des plantules *C R Acad Sc Paris*, 1906, t CXLIII, p 130
- 3 — Action directe de la lumière sur la transformation des sucres absorbés par les plantules de *Pinus Pinea* *C R Acad Sc Paris*, 1906, t CXLIII, p 516
- 4 — Influence de la lumière sur le développement des fruits d'*Acer pseudoplatanus* *Rev gén Bot*, t XVIII, 1906
- 5 — Influence de la lumière sur l'assimilation des réserves organiques des graines et des bulbes par les plantules, au cours de leur germination *C R Ac Sc Paris*, 13 mai 1907
- 6 — La concentration du pigment vert et l'assimilation chlorophyllienne *Rev gén Bot*, t XX, 1908, p 162

- 6 — Influence de la lumière sur le développement des graines chez les végétaux supérieurs *Rev gén. Bot*, t XXII, 1910, p 145
- DE LUCA (J) Recherches sur la formation de la matière grasse dans les olives *C R Acad Sc*, t LIII, 1861, p 380 t LV, 1862, pp 470 et 506, t LVII, 1863, p 520
- MANGIN (L) 1 — Sur le rôle des stomates dans l'entrée ou la sortie des gaz *C R Acad Sc Paris*, t CV, 1887, p 879
 2 — Observations sur la présence de la callose chez les Phanérogames *Bull Soc Bot Fr*, 1892, p 260
 3 — Propriétés et réactions des composés pectiques *Journ de Bot*, 1891, t V, 1892, t VI, 1893, t VII
- MAQUENNE (L) 1 — Sur l'accumulation du sucre dans les racines de betterave. *C R Acad Sc Paris*, t CXXI, 1895, p 834
 2. — Rôle de l'osmose dans la végétation et l'accumulation du sucre *Ann Agron*, 1896, t XXII, p 19
 3 — *Les sucres et principaux dérivés* Paris, Carié et Naud, 1900
 4 — Sur les propriétés de l'amidon pur *C R Acad Sc Paris*, t CXLVI, 1907, p 317
 5 — A propos d'une communication récente de M Cailletet. *C R Acad Sc Paris*, t CLII, 1911, p 1818
- MAQUENNE (L) et DENOUSSEY (E) *Nouvelles recherches sur les échanges gazeux des plantes vertes avec l'atmosphère* Paris, Gauthier-Villars, 1913
- MARCHLEWSKI (L) *Die Chemie der Chlorophylle* Braunschweig, 1909
- MATRUCHOT (L) et MOLLIARD (M) Sur la culture pure du *Phytophthora infestans* *Bull. Soc Mycol*, t XVI, 1900
- MAZÉ (P) *Evolution du carbone et de l'azote chez les végétaux* Coll Scientia, Paris
- MAZÉ et PERRIER Recherches sur l'assimilation de quelques

substances ternaires par les végétaux à chlorophylle *Ann Inst Pasteur*, 1904, t XVIII, p 721

MER Des variations qu'éprouve la réserve amylacée des arbres *Bull Soc Bot Fr*, t LV, 1898

MESNARD (E) 1 — Recherches sur le mode de production de parfum dans les fleurs *C R Acad Sc Paris*, 1892, t CXV, p 892

2 — Recherches sur la formation des huiles grasses et des huiles essentielles dans les végétaux *Ann Sc. Nat* t. XVIII, 1894, p 257

MEYER (A) Bildung der Starkekörner in den Laubblättern aus Zuckerarten, Mannit und Glycerin *Bot Zeitung*, 1886, t XLIV, p 81

MICHEL-DURAND (Em) Variations des substances hydrocarbonées dans les feuilles Thèse, Paris, 1917

MIKOSCH Die Kautschukgruppe In WIESNER *Die Rohstoffe des Pflanzenreichs*. 1900, 2^e edit, t I, p 356

MOLISCH (H) 1 — Die Ernährung der Algen *Sitzungsber d Kais Akad d. Wiss in Wien*, 1895, t CIV

2 — Die Kristallisation und der Nachweis des Xanthophylls (Carotins) im Blatte *Ber d deutsch bot Ges*, 1896, p 27.

3 — *Studien über den Milchsafte und Schleimsafte der Pflanzen* Jena, 1901

4 — *Die Purpurbakterien nach neuen Untersuchungen* Jena, 1907

5. — *Mikrochemie der Pflanzen* Jena, 1913.

MOLLIARD (M) 1 — Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs *Rev gén Bot*, 1907, t XIX, p 241

2 — L'humus est-il une source directe de carbone pour les plantes vertes supérieures? *C R Acad Sc Paris*, 1912, t. CLIV, p 291

- NAGEL (W) Ueber flüssige Strahlenfilter *Biolog Cbl*, t XVIII, 1898, p 649
- OVERTON (E) Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von roten Zellsaft bei Pflanzen *Jahrb f wiss Bot*, 1899, t XXXIII, p 223
- PALLADINE (W) 1 — *Physiologie des Plantes* Trad Kaisakoff, Paris, 1902
2 — Die Verbreitung der Atmungschromogene bei den Pflanzen. *Ber d deutsch bot Ges*, t XXVI, a, 1908, p 378
- PELLETIER et CAYENTOU *Journ. Pharm*, t III 1817, p 486
- PERKIN (A -G) u PHIPPS (S) Notes on some natural colouring Matters *J Chem Soc*, 1904, t LXXXV, p 56
- PERRIN (G) Recherches sur les prothalles de Polypodiacées Thèse, Paris, 1908
- PEFFER (W) — 1 Die Wirkung farbigen Lichtes auf die Zersetzung der Kohlensäure in Pflanzen *Abh. d bot Inst Würzburg*, t I, 1871, p 1
2. — *Physiologie vegetale* Traduction Friedel, Paris, 1906
- POLLACCI (G) Sulla scoperta dell' aldeide formica nelle piante. *Atti R Acad Lincei*, t XVI, 1906, p 199
- PORTHEIM (L) u SCHOLL (E) Untersuchungen über die Bildung und den Chemismus von Anthocyanen *Ber d deutsch bot Ges*, 1908, t XXVI, p 480
- PRIESTLEY *Philosoph. Trans*, 1772.
- PRILLIEUX De l'influence qu'exerce l'intensité de la lumière colorée sur la quantité de gaz que dégagent les plantes submergées *Ann Sc Nat Bot*, 5^e S^{ie}, t X, 1869, p 305.
- PRINGSHEIM (N) 1 — Untersuchungen über das Chlorophyll *Monatsber d R Akad d Wiss zu Berlin*, 1874 et 1875
2. — Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze *Jahrb f wiss Bot*, 1879-81, t XII, p 295.

- RAULIN Etudes chimiques sur la végétation *Ann Sc Nat Bot*, 5^e s^{ie}, t XI, 1869
- RAVIN (P) Nutrition carbonée des plantes à l'aide des acides organiques libres et combinés *Ann Sc Nat Bot*, S^{ie} 9, 1913, t XVIII, p 289
- REINITZER (F) Bemerkungen zur Physiologie der Gerbstoffs. *Ber d deutsch bot Ges*, 1889, t VII, p 187
- REINKE (J) Untersuchungen über die Einwirkung des Lichtes auf die Sauerstoffausscheidung der Pflanzen 2 Mitteil *Bot Zgt*, t XLII, 1884, p 1
- RICHTER (A) Etude sur la photosynthèse et sur l'absorption par la feuille verte des rayons de différentes longueurs d'onde *Rev-gen Bot*, t XIV, 1902, p 151
- RICHTER (O) Die Ernährung der Algen *Intern Rev d Ges Hydrobiol u Hythogr*, 1911, t II
- RUSSELL (M -W) Sur le rôle des glucosides chez les végétaux *Assoc fr p Avanc Sc*, 1905, p 461
- SACHS (J) Die Pflanze und das Auge als verschiedene Reagentien für das Licht *Wissb Arbeiten*, t I, 1872, p 276
- SANIO (C.) Einige Bemerkungen über den Gerbstoff und seine Verbreitung bei den Holzpflanzen *Bot Zeitung*, 1863, p 17
- SAUSSURE (Th DE) *Recherches chimiques sur la végétation* Paris, 1804
- SCHLOSSING (Th) Fils Sur les échanges d'acide carbonique et d'oxygène entre les plantes et l'atmosphère *Ann Inst Pasteur*, 1893, t VII, p 28
- SCHRYVER (S-B) The photochemical Formation of Formaldehyde in Green Plants *Proc roy. Soc. London*, B, t LXXXII, 1910, p 226
- SCURTI (F) et FORNAINI (M) Sulla formazione del grasso nei frutti oleaginosi *Ann dell. R Staz Chim agr sperim. di Roma*, t V, 1911, p 223

- SCURTI (F) et TOMMASI (G) Sulla formazione del grasso nei frutti oleaginosi, *Ann dell R Stat Chim agr sperim di Roma*, t IV, 1910, p 253 et t. V, 1911, p 103
- SENEBIER 1 — Mémoires physico-chimiques sur l'influence de la lumière solaire, 1772
2 — Physiologie végétale, 1800
- SERVETAZ (C) Recherches expérimentales sur le développement et la nutrition des Mousses en milieux stérilisés *Ann. Sc Nat Bot*, s^{ie} 9, 1913, t XVII, p 111
- STAHL (E) Laubfarbe und Himmelslicht *Naturw Wochenschrift*, t V, 1906
- TANMES (T) Ueber die Verbreitung des Carotins, im Pflanzenreiche *Flora*, 1900, p 218
- TANRET (C) Sur l'ergosterine et la fongistérine. *C R Acad de Paris*, t CXLVII, 1908, p 75
- TEODORESCO (Em.-C) Sur la présence d'une phycoérythrine dans le *Nostoc commune* *Rev gen Bot*, t XXXII, 1920, p 145
- TEODORESCO (E.-C) et COUPIN (H) Influence des anesthésiques sur la formation de la chlorophylle *C R Acad Sc Paris*, t CXXVII, 1898
- TERROINE (Em.-F) Etat actuel de nos connaissances sur la formation des graisses *Ann Sc Nat Bot*, 10^e S^{ie}, t. II, 1920, p 1
- THOUVENIN (M) De l'influence des courants électriques continus sur la décomposition de l'acide carbonique chez les végétaux aquatiques *Rev gén Bot*, t VIII, 1896, p 433
- TIMRIAZEFF (C) 1. — Recherches sur la décomposition de l'acide carbonique dans le spectre solaire par les parties vertes des végétaux *Ann Chim et Phys*, s^{ie} V, t XII, 1877, p 355.
2 — Etat actuel de nos connaissances sur la fonction

- chlorophyllienne *Ann Sc Nat. Bot*, 8^e s^{ie}, t II, 1885,
p 99
- 3 — *Vorlesungen und Reden* Moscou, 1886.
- 4 — Recherches sur la décomposition de l'acide carbonique dans le spectre solaire par les parties vertes des végétaux *Ann de Chim et Phys*, 8^e S^{ie}, t XII, 1887
- 5 — Enregistrement photographique de la fonction chlorophyllienne par la plante vivante *C R Acad. Sc Paris*, t. CX, 1890, p 1346
- TSWETT (M) 1 — Spektralanalytische Untersuchungen über die Chlorophylline *Rev d deutsch bot. Ges*, 1907, p 137
- 2 — Ueber den makro- und mikrochemischen Nachweis des Carotins *Rev d. deutsch bot Ges.*, 1911, t XXIX, p 630
- USHER (F-L) a PRIESTLEY (J-H) A study of the Mechanism of Carbon Assimilation in Green Plants I *Proc Roy. Soc London B*, t LXXVII, 1906, p 369, II, t LXXVIII, 1906, p 318, III, t LXXXIV, 1912, p 101.
- VINTILESCO *Recherches biochimiques sur quelques sucres et glucosides* Thèse, Paris, 1910.
- WAAGE (W). 1 — Ueber das Vorkommen und die Rolle des Phloroglucins in der Pflanze *Ber. d deutsch. bot Ges*, t VIII, 1890, p 250
- 2 — Ueber das Vorkommen saponinatiger Stoffe im Pflanzenreiche *Pharm Zentralbl*, 1892, t XXXIII, p 657
- WEEVERS (Th) 1 — Investigations of glucosides in connection with the internal mutations of plants *Proc Koninkl. Akad. van Wet te Amsterdam*, 1902, p 295
- 2 — Die physiologische Bedeutung einiger Glykoside *Jahrb f wiss Bot*, t XXXIX, 1904, p 229.
- 3 — The physiological significance of certain glucosides. *Proc Koninkl Akad van Wet te Amsterdam*, 1909, p. 193.

- 4 — Die physiologische Bedeutung einiger Glykoside.
Rec Trav bot neerl, t VII, 1910, p 1-62
- WHEELER (H-J) et TOLLENS (B) Ueber die Xylose oder den
Holzzucker, eine zweite Pentose *Annalen*, t CCLIV, 1889,
p 304
- WHELDAL (M) 1 — On the formation of anthocyanin *Journ
genetics*, 1911, t I, p 133
- 2 — *The Anthocyanin Pigments of Plants* Cambridge,
1916.
- 3 — *Practical Plant Biochemistry* Cambridge Univers
Press, 1920
- WIESSNER (J) 1 — *Die Entstehung des Chlorophylls in der
Pflanze* Wien, 1877.
- 2 — *Der Lichtgenuss der Pflanze* Leipzig, 1907
- WILLSTÄTTER (R) 1 — Chlorophyll und seine wichtige Ab-
bauprodukte *Handb d. biochem Arbeitsmethoden*, 1910,
t II, p 688
- 2 — Chlorophyll, in Abderhalden Biochem Handlexikon,
1911, t VI, p 4
- 3 — Zur Kenntniss der Zusammensetzung des Chloro-
phylls *Liebigs Ann d Chemie*, t CCCL, p 57
- WILLSTÄTTER (R) u STOLL (A). *Untersuchungen über Chloro-
phyll Methoden und Ergebnisse* Berlin, 1913
- WILLSTÄTTER (R) u. ZECHMEISTER (L) Untersuchungen über
Anthocyane *Liebigs Ann Chem*, 1916, t 412, p 113
- WILSON Calcium hypochlorite as a seed sterilizer *Amer
Journ bot*, 1915, t. II, p 420
- WINOGRADSKY (S) Sur les organismes de la nitrification *Ann
Inst. Pasteur*, t. IV et V, 1890-91
- WURMSER (R) Action sur la chlorophylle des radiations de dif-
férentes longueurs d onde *C R Acad Sc Paris*, t CLXX,
1920, p 1610

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION..	5
CHAPITRE PREMIER — Les sucres, constitution et localisation	9
<i>Définition et caractères généraux</i>	9
A — ALCOOLS POLYATOMIQUES	12
B — MONOSACCHARIDES	16
<i>a</i> Pentoses	21
<i>b</i> Hexoses	22
C — POLYSACCHARIDES	25
1 <i>Disaccharides</i>	26
2 <i>Trisaccharides</i>	30
3 <i>Tétrasaccharides</i>	31
4 <i>Polysaccharides complexes</i>	32
<i>a</i> Amidon	32
<i>b</i> Inuline	42
<i>c</i> Dextrines	44
<i>d</i> Celluloses	46
<i>e</i> Divers autres polysaccharides com- plexes (gommes, mucilages, com- posés pectiques)	50
CHAPITRE II — La fonction chlorophyllienne	60
A — ÉCHANGES GAZEUX CHLOROPHYLLIENS	63
1 <i>Historique</i>	63

	Pages
2 <i>Mise en évidence</i>	68
3 <i>Mesure des échanges gazeux</i>	75
<i>a</i> Méthodes employées pour les plantes aquatiques	76
<i>b</i> Méthodes employées pour les plantes aériennes	80
4 <i>Séparation des échanges gazeux chlorophylliens et respiratoires</i>	87
5 <i>Intensité des échanges gazeux chlorophylliens</i>	96
6 <i>Valeur du rapport des gaz échanges</i>	97
7 <i>Possibilité d'échanges gazeux autres que ceux du gaz carbonique et de l'oxygène</i>	103
B — LA CHLOROPHYLLE	104
1 <i>Extraction Xanthophylles et carotines</i>	107
2 <i>Chlorophylles proprement dites</i>	112
<i>a</i> Composition chimique, dérivés	115
<i>b</i> Propriétés optiques, spectre d'absorption	119
3 <i>Conditions de formation de la chlorophylle</i>	124
<i>a</i> Action de la lumière	124
<i>b</i> Action de la température	127
<i>c</i> Actions chimiques	128
<i>d</i> Action des anesthésiques	131
4 <i>Destruction de la chlorophylle</i>	133
C — FACTEURS EXTÉRIEURS INTERVENANT DANS L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE	137
1 <i>Action de la lumière</i>	137
<i>a</i> Variations de l'assimilation chlorophyllienne avec l'éclairement	138
<i>b</i> Radiations efficaces	142
2 <i>Action de la température</i>	160
3 <i>Action du courant électrique</i>	163

	Page
4 <i>Influence de la pression du gaz carbonique</i>	164
5 <i>Action des facteurs précédents combinés</i>	165
6 <i>Action de la pression de l'air</i>	166
7. <i>Action de la teneur en sels du milieu extérieur</i>	168
8 <i>Action des anesthésiques et des poisons</i>	169
9 <i>Action lointaine des conditions extérieures</i>	170
D — FACTEURS INTERNES INTERVENANT DANS L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE	172
1 <i>Transparence des tissus</i>	172
2 <i>Stomates</i>	174
3 <i>Quantité de chlorophylle</i>	178
4 <i>Acides organiques</i>	180
5 <i>Pigments anthocyaniques</i>	182
6 <i>Pigments des Algues</i>	186
E — PRODUITS RESULTANT DE L'ASSIMILATION DU GAZ CARBONIQUE	198
F — MÉCANISME CHIMIQUE DE LA FORMATION DES SUCRES	211
G — RÔLE DE LA CHLOROPHYLLE	216
II — ASSIMILATION CHIMIOSYNTHÉTIQUE DU GAZ CARBONIQUE	226
CHAPITRE III — Les réserves sucrées	229
1 <i>Sève élaborée, libre</i>	229
2 <i>Notion de réserve</i>	236
3 <i>Formation des réserves de sucre dans le tubercule de la Betterave</i>	238
4 <i>Formation des réserves d'inuline dans le tubercule de Topinambour</i>	242
5 <i>Autres exemples de tubercules</i>	240
6. <i>Bulbes</i>	251

	Pages
7 <i>Organes végétatifs de réserve moins différenciés .</i>	254
8 <i>Graines</i>	261
9 <i>Fruits</i>	264
10 <i>Reserves spéciales</i>	266
 CHAPITRE IV — Glucosides, tannins, acides organiques	 268
A — GLUCOSIDES	268
1. <i>Glucosides d'alcools</i>	269
2 <i>Glucosides de phénols</i>	271
3 <i>Glucosides d'aldéhydes</i>	273
4 <i>Glucosides d'acides</i>	273
5 <i>Glucosides dérivés de la coumarine</i>	273
6 <i>Glucosides dérivés de l'oxyanthraquinone</i>	275
7 <i>Glucosides flavoniques</i>	276
8 <i>Glucosides anthocyaniques</i>	278
9 <i>Glucosides de la digitale</i>	282
10 <i>Saponines</i>	283
11 <i>Rôle physiologique des glucosides</i>	284
B — TANNINS	289
<i>Signification physiologique</i>	294
C — ACIDES ORGANIQUES	294
 CHAPITRE V — Corps gras, lipoides, cires	 300
A — CORPS GRAS	300
1 <i>Caractères généraux</i>	300
2 <i>Composition chimique</i>	303
3 <i>Etat naturel, localisation</i>	307
4 <i>Formation des réserves grasses dans les graines</i>	309
5 <i>Formation des substances grasses dans les fruits</i>	315

	Pages
6 <i>Formation des substances grasses dans d'autres organes</i>	317
B — LIPIDES	321
C — CIRES	323
CHAPITRE VI — Essences, résines, latex	327
A. — ESSENCES	327
1 <i>Caractères généraux, composition chimique</i>	327
2. <i>Localisation</i>	329
3 <i>Formation, rôle physiologique</i>	333
B — RÉSINES	337
C — LATEX	339
CHAPITRE VII — Nutrition carbonée organique des végétaux dépourvus de chlorophylle	345
A — HISTORIQUE DE LA QUESTION DES GÉNÉRATIONS SPONTANÉES	347
B — MÉTHODES GÉNÉRALES DE CULTURE DES MICROORGANISMES	354
1 <i>Stérilisation des vases et des milieux de culture</i>	355
2. <i>Ensemencement des milieux de culture</i>	361
3 <i>Séparation des espèces</i>	362
4 <i>Milieux électifs</i>	364
C — NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES BACTÉRIES ET DES CHAMPIGNONS	366
D — NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES PLANTES VASCULAIRES NON CHLOROPHYLLIENNES	370
CHAPITRE VIII — Nutrition carbonée organique des plantes vertes	375
HISTORIQUE	275

	Pages
A. — NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES PHA- NÉROGAMES	378
1 <i>Culture aseptique des végétaux supérieurs</i>	380
2 <i>Utilisation des sucres</i>	384
3 <i>Action de la lumière.</i>	394
4 <i>Utilisation des glucosides</i>	398
5 <i>Utilisation des acides organiques</i>	400
6 <i>Utilisation des alcools</i>	402
B — NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES CRYPTOGAMES VASCULAIRES ET DES MOUSSES	403
C — NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES ALGUES VERTES	404
D — UTILISATION DE L'HUMUS PAR LES VÉGÉTAUX CHLOROPHYLLIENS	408
E — PLANTES VERTES PARASITES ET SAPROPHYTES	411
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	417

CYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE

Publiée sous la direction du D^r TOULOUSE

Nous avons entrepris la publication, sous la direction générale de son fondateur, le D^r Toulouse, Directeur de laboratoire à l'Ecole des Hautes-Etudes, d'une **ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE** de langue française dont on mesurera l'importance à ce fait qu'elle est divisée en 40 sections ou Bibliothèques et qu'elle comprendra environ 1000 volumes. Elle se propose de rivaliser avec les grandes encyclopédies étrangères et même de les dépasser, tout à la fois par le caractère nettement scientifique et la clarté de ses exposés, par l'ordre logique de ses divisions et par son unité, enfin par ses vastes dimensions et sa forme pratique.

I

PLAN GÉNÉRAL DE L'ENCYCLOPÉDIE

Mode de publication — L'*Encyclopédie* se composera de monographies scientifiques, classées méthodiquement et formant dans leur enchaînement un exposé de toute la science. Organisée sur un plan systématique, cette *Encyclopédie*, tout en évitant les inconvénients des Traités massifs, — d'un prix global élevé, difficiles à consulter, — et les inconvénients des Dictionnaires, — où les articles scindés irrationnellement, simples chapitres alphabétiques, sont toujours nécessairement incomplets, — réunira les avantages des uns et des autres.

Du *Traité*, l'*Encyclopédie* gardera la supériorité que pos-

sède un ensemble complet, bien divisé et fournissant sur chaque science tous les enseignements et tous les renseignements qu'on en reclame. Du Dictionnaire, l'*Encyclopédie* gardera les facilités de recherches par le moyen d'une table générale, l'*Index de l'Encyclopédie*, qui paraîtra dès la publication d'un certain nombre de volumes et sera réimprimé périodiquement. L'*Index* renverra le lecteur aux différents volumes et aux pages où se trouvent traités les divers points d'une question.

Les éditions successives de chaque volume permettront de suivre toujours de près les progrès de la science. Et c'est par là que s'affirme la supériorité de ce mode de publication sur tout autre. Alors que, sous sa masse compacte, un traité, un dictionnaire ne peut être réédité et renouvelé que dans sa totalité et qu'à d'assez longs intervalles, inconvénients graves qu'atténuent mal des suppléments et des appendices, l'*Encyclopédie scientifique*, au contraire, pourra toujours rajeunir les parties qui ne seraient plus au courant des derniers travaux importants. Il est évident, par exemple, que si des livres d'algèbre ou d'acoustique physique peuvent garder leur valeur pendant de nombreuses années, les ouvrages exposant les sciences en formation, comme la chimie physique, la psychologie ou les technologies industrielles, doivent nécessairement être romaniés à des intervalles plus courts.

Le lecteur appréciera la souplesse de publication de cette *Encyclopédie*, toujours vivante, qui s'élargira au fur et à mesure des besoins dans le large cadre tracé dès le début, mais qui constituera toujours, dans son ensemble, un traité complet de la science, dans chacune de ses sections un traité complet d'une science et dans chacun de ses livres une monographie complète. Il pourra ainsi n'acheter que telle ou telle section de l'*Encyclopédie*, sûr de n'avoir pas des parties dépareillées d'un tout.

L'*Encyclopédie* demandera plusieurs années pour être achevée, car pour avoir des expositions bien faites, elle a pris ses collaborateurs plutôt parmi les savants que parmi les professionnels de la rédaction scientifique que l'on retrouve généralement dans les œuvres similaires. Or les savants écrivent peu et lentement et il est préférable de laisser temporaire

ment sans attribution certains ouvrages plutôt que de les confier à des auteurs insuffisants — mais cette lenteur et ces vides ne présenteront pas d'inconvénients, puisque chaque livre est une œuvre indépendante et que tous les volumes publiés sont à tout moment réunis par l'*Index de l'Encyclopédie*. On peut donc encore considérer l'Encyclopédie comme une librairie, où les livres soigneusement choisis, au lieu de représenter le hasard d'une production individuelle, obéiraient à un plan arrêté d'avance, de manière qu'il n'y ait ni lacune dans les parties ingrates, ni double emploi dans les parties très cultivées.

Caractère scientifique des ouvrages — Actuellement, les livres de science se divisent en deux classes bien distinctes : les livres destinés aux savants spécialisés, le plus souvent incompréhensibles pour tous les autres, faute de rappeler au début des chapitres les connaissances nécessaires, et surtout faute de définir les nombreux termes techniques incessamment forgés, ces derniers rendant un mémoire d'une science particulièrement inintelligible à un savant qui en a abandonné l'étude durant quelques années ; et ensuite les livres écrits pour le grand public qui sont sans profit pour des savants et même pour des personnes d'une certaine culture intellectuelle.

L'*Encyclopédie scientifique* a l'ambition de s'adresser au public le plus large. Le savant spécialisé est assuré de rencontrer dans les volumes de sa partie une mise au point très exacte de l'état actuel des questions, car chaque bibliothèque, par ses techniques et ses monographies, est d'abord faite avec le plus grand soin pour servir d'instrument d'études et de recherches à ceux qui cultivent la science particulière qu'elle représente, et sa devise pourrait être : *Par les savants, pour les savants*. Quelques-uns de ces livres seront même, par leur caractère didactique, destinés à devenir des ouvrages classiques et à servir aux études de l'enseignement secondaire ou supérieur. Mais, d'autre part, le lecteur non spécialisé est certain de trouver, toutes les fois que cela sera nécessaire, au seuil de la section, — dans un ou plusieurs volumes de généralités, — et au seuil du volume, — dans un chapitre particulier, — des don-

nées qui formeront une véritable introduction le mettant à même de poursuivre avec profit sa lecture. Un vocabulaire technique, placé, quand il y aura lieu, à la fin du volume, lui permettra de connaître toujours le sens des mots spéciaux.

II

ORGANISATION SCIENTIFIQUE

Par son organisation scientifique, l'*Encyclopédie* paraît devoir offrir aux lecteurs les meilleures garanties de compétence. Elle est divisée en sections ou bibliothèques, à la tête desquelles sont placés des savants professionnels spécialisés dans chaque ordre de sciences et en pleine force de production, qui, d'accord avec le Directeur général, établissent les divisions des matières, choisissent les collaborateurs et acceptent les manuscrits. Le même esprit se manifestera partout, eclectisme et respect de toutes les opinions logiques, subordination des théories aux données de l'expérience, soumission à une discipline rationnelle stricte ainsi qu'aux règles d'une exposition méthodique et claire. De la sorte, le lecteur, qui aura été intéressé par les ouvrages d'une section dont il sera l'abonné régulier, sera amené à consulter avec confiance les livres des autres sections dont il aura besoin, puisqu'il sera assuré de trouver partout la même pensée et les mêmes garanties. Actuellement, en effet, il est, hors de sa spécialité, sans moyen pratique de juger de la compétence réelle des auteurs.

Pour mieux apprécier les tendances variées du travail scientifique adapté à des fins spéciales, l'*Encyclopédie* a sollicité, pour la direction de chaque Bibliothèque, le concours d'un savant placé dans le centre même des études du ressort. Elle a pu ainsi réunir des représentants des principaux corps savants, établissements d'enseignement et de recherches de langue française :

Institut
Académie de Médecine
Collège de France.

Museum d'Histoire naturelle
Ecole des Hautes-Etudes
Sorbonne et Ecole normale

Facultés des Sciences
Facultés des Lettres
Facultés de Médecine
Institut Pasteur
École des Ponts et Chaussées
École des Mines
École Polytechnique.
Conservatoire des Arts et Me-
tiers
École d'Anthropologie

Institut National agronomique
École vétérinaire d'Alfort
École supérieure d'Electricité
École de Chimie industrielle de
Lyon
École des Beaux-Arts.
École des Sciences politiques
Observatoire de Paris.
Hôpitaux de Paris

III

BUT DE L'ENCYCLOPÉDIE

Au XVIII^e siècle, « l'Encyclopédie » a marqué un magnifique mouvement de la pensée vers la critique rationnelle. A cette époque, une telle manifestation devait avoir un caractère philosophique. Aujourd'hui l'heure est venue de renouveler ce grand effort de critique, mais dans une direction strictement scientifique, c'est là le but de la nouvelle *Encyclopédie*.

Ainsi la science pourra lutter avec la littérature pour la direction des esprits cultivés, qui, au sortir des écoles, ne demandent guère de conseils qu'aux œuvres d'imagination et à des encyclopédies où la science a une place restreinte, tout à fait hors de proportion avec son importance. Le moment est favorable à cette tentative, car les nouvelles générations sont plus instruites dans l'ordre scientifique que les précédentes. D'autre part la science est devenue, par sa complexité et par les corrélations de ses parties, une matière qu'il n'est plus possible d'exposer sans la collaboration de tous les spécialistes, unis là comme le sont les producteurs dans tous les départements de l'activité économique contemporaine.

A un autre point de vue, l'*Encyclopédie* embrassant toutes les manifestations scientifiques, servira comme tout inventaire à mettre au jour les lacunes, les champs encore en friche ou abandonnés, — ce qui expliquera la lenteur avec laquelle certaines sections se développeront, — et suscitera peut être les travaux nécessaires. Si ce résultat est atteint, elle sera bien d'y avoir contribué.

Elle apporte en outre une classification des sciences et, par ses divisions, une tentative de mesure, une limitation de chaque domaine. Dans son ensemble, elle cherchera à refléter exactement le prodigieux effort scientifique du commencement de ce siècle et un moment de sa pensée, en sorte que dans l'avenir elle reste le document principal où l'on puisse retrouver et consulter le témoignage de cette époque intellectuelle.

On peut voir aisément que l'*Encyclopédie* ainsi conçue, ainsi réalisée, aura sa place dans toutes les bibliothèques publiques, universitaires et scolaires, dans les laboratoires, entre les mains des savants, des industriels et de tous les hommes instruits qui veulent se tenir au courant des progrès, dans la partie qu'ils cultivent eux-mêmes ou dans tout le domaine scientifique. Elle sera jurisprudence, ce qui lui dicte le devoir d'impartialité qu'elle aura à remplir.

Il n'est plus possible de vivre dans la société moderne en ignorant les diverses formes de cette activité intellectuelle qui révolutionne les conditions de la vie, et l'interdépendance de la science ne permet plus aux savants de rester cantonnés, spécialisés dans un étroit domaine. Il leur faut, — et cela leur est souvent difficile, — se mettre au courant des recherches voisines. A tous l'*Encyclopédie* offre un instrument unique dont la portée scientifique et sociale ne peut échapper à personne.

IV

CLASSIFICATION DES MATIÈRES SCIENTIFIQUES

La division de l'*Encyclopédie* en bibliothèques a rendu nécessaire l'adoption d'une classification des sciences, où se manifeste nécessairement un certain arbitraire, étant donné que les sciences se distinguent beaucoup moins par les différences de leurs objets que par les divergences des aperçus et des habitudes de notre esprit. Il se produit en pratique des inter-pénétrations réciproques entre leurs domaines, en sorte que, si l'on donnait à chacun l'étendue à laquelle il peut se croire en droit de prétendre, il envahirait tous les territoires voisins,

une limitation assez stricte est nécessitée par le fait même de la juxtaposition de plusieurs sciences

Le plan choisi, sans viser à constituer une synthèse philosophique des sciences, qui ne pourrait être que subjective, a tendu pourtant à échapper, dans la mesure du possible, aux habitudes traditionnelles d'esprit, particulièrement à la routine didactique, et à s'inspirer de principes rationnels

Il y a deux grandes divisions dans le plan général de l'*Encyclopédie* d'un côté les sciences pures, et, de l'autre, toutes les technologies qui correspondent à ces sciences dans la sphère des applications. A part et au début, une Bibliothèque d'application générale est consacrée à la philosophie des sciences (histoire des idées directrices, logique et méthodologie)

Les sciences pures et appliquées présentent en outre une division générale en sciences du monde inorganique et en sciences biologiques. Dans ces deux grandes catégories, l'ordre est celui de particularité croissante, qui marche parallèlement à une rigueur décroissante. Dans les sciences biologiques pures enfin, un groupe de sciences s'est trouvé mis à part en tant qu'elles s'occupent moins de dégager des lois générales et abstraites que de fournir des monographies d'êtres concrets, depuis la paléontologie jusqu'à l'anthropologie et l'ethnographie

Etant donnés les principes rationnels qui ont dirigé cette classification, il n'y a pas lieu de s'étonner de voir apparaître des groupements relativement nouveaux, une biologie générale, — une physiologie et une pathologie végétales, distinctes aussi bien de la botanique que de l'agriculture, une chimie physique, etc

En revanche, des groupements hétérogènes se disloquent pour que leurs parties puissent prendre place dans les disciplines auxquelles elles doivent revenir. La géographie, par exemple, retourne à la géologie, et il y a des géographies botanique zoologique, anthropologique, économique, qui sont étudiées dans la botanique, la zoologie, l'anthropologie, les sciences économiques

Les sciences médicales, immense juxtaposition de tendances très diverses, unies par une tradition utilitaire, se desa-

grègent en des sciences ou des techniques précises, la pathologie science de lois, se distingue de la thérapeutique ou de l'hygiène, qui ne sont que les applications des données générales fournies par les sciences pures, et à ce titre mises à leur place rationnelle

Enfin il a paru bon de renoncer à l'anthropocentrisme qui exigeait une physiologie humaine, une anatomie humaine, une embryologie humaine, une psychologie humaine. L'homme est intégré dans la série animale dont il est un aboutissant. Et ainsi, son organisation, ses fonctions, son développement s'éclairent de toute l'évolution antérieure et préparent l'étude des formes plus complexes des groupements organiques qui sont offerts par l'étude des sociétés

On peut voir que, malgré la prédominance de la préoccupation pratique dans ce classement des Bibliothèques de l'*Encyclopédie scientifique*, le souci de situer rationnellement les sciences dans leurs rapports réciproques n'a pas été négligé. Enfin il est à peine besoin d'ajouter que cet ordre n'implique nullement une hiérarchie, ni dans l'importance ni dans les difficultés des diverses sciences. Certaines, qui sont placées dans la technologie, sont d'une complexité extrême, et leurs recherches peuvent figurer parmi les plus ardues

Mode de la publication — Les volumes, illustrés pour la plupart, seront publiés dans le format in-18 jésus et cartonnés. De dimensions commodes, ils auront 400 pages environ, ce qui représente une matière suffisante pour une monographie ayant un objet défini et important, établie du reste selon l'économie du projet qui saura éviter l'émiettement des sujets d'exposition

TABLE DES BIBLIOTHEQUES

DIRECTEUR **D^r TOULOUSE**, Directeur de Laboratoire à
l'Ecole des Hautes Etudes

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL **H. PIÉRON.**

SECRÉTAIRE POUR LES SCIENCES TECHNIQUES **L. POTIN.**

DIRECTEURS DES BIBLIOTHEQUES

- 1 *Philosophie des Sciences* A. REY, professeur d'Histoire de la Philosophie dans ses rapports avec la Science à la Sorbonne

I SCIENCES PURES

A Sciences mathématiques

- 2 *Mathématiques* J. DRAGU, chargé de cours à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris
3 *Mécanique* J. DUVAL, chargé de cours à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris

B Sciences organiques

- 4 *Physique* A. LAURE, professeur adjoint de physique à la Sorbonne.
5 *Chimie physique* J. PIERRE, professeur de chimie physique à la Sorbonne
6 *Chimie* A. PIERRE, professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Genève.
7 *Astronomie et Physique céleste* J. MASCART, professeur à l'Université, directeur de l'Observatoire de Lyon.
8 *Météorologie* J. MASCART, professeur à l'Université, directeur de l'Observatoire de Lyon
9 *Minéralogie et Pétrographie* A. LACROIX, secrétaire perpétuel de l'Académie des Sciences, professeur au Muséum d'Histoire naturelle

TABLE DES BIBLIOTHÈQUES

- | | | |
|--|--|---|
| 10 | <i>Géologie</i> | M BOULE, professeur au Muséum d
toire naturelle, directeur de l'ins
de Paléontologie humaine |
| 11 | <i>Océanographie physique</i> | J. RICHARD, directeur du Musée C
nographie de Monaco |
| C Sciences biologiques normatives | | |
| 12 | <i>Biologie générale</i> | M CAULLERY, professeur de zoolog
la Sorbonne |
| 13 | <i>Physique biologique</i> | A IMBERT, professeur à la Facult
Médecine de l'Université de Mon
lier |
| 14 | <i>Chimie biologique</i> | G BERTRAND, professeur de chimie
logique à la Sorbonne, profess
l'Institut Pasteur |
| 15. | <i>Physiologie et Patholo-
gie végétales</i> | L MANGIN, de l'Institut, directeu
Muséum d'Histoire naturelle |
| 16 | <i>Physiologie .</i> | J.-P LANGLOIS, professeur agrégé
Faculté de Médecine de Paris, d
teur de la <i>Revue générale des Scie</i> |
| 17. | <i>Psychologie</i> | E TOULOUSE, directeur de Laborat
l'Ecole des Hautes-Etudes, méc
en chef de l'asile de Villejuif |
| 18 | <i>Sociologie</i> | G. RICHARD, professeur à la Facult
Lettres de l'Université de Borde |
| <hr/> | | |
| 19 | <i>Microbiologie et Parasitologie .</i> | A CALMETTE, professeur à la Facul
Médecine de l'Université, direct
l'Institut Pasteur de Lille, et F B
çon, professeur à la Faculté de M
cine de l'Université de Paris, méc
des Hôpitaux |
| 20. | Pathologie. | A. Pathologie médicale |
| | | B. Neurologie |
| | | C. Pathologie chirurgicale |
| | | M KLIPPEL, médecin des Hôpitaux
Paris |
| | | E TOULOUSE, directeur de Laborato
l'Ecole des Hautes-Etudes, méc
en chef de l'asile de Villejuif. |
| | | R PROUST, professeur agrégé à la
culté de Médecine de Paris, chi
gien des Hôpitaux |

I) Sciences biologiques descriptives

- | | | |
|-----|--------------------------------------|--|
| 21 | <i>Paléontologie</i> | M BOULE, professeur au Muséum d'Histoire naturelle, directeur de l'Institut de Paléontologie humaine |
| 22 | <i>Botanique.</i> | <div style="display: inline-block; vertical-align: middle; margin-right: 10px;"> $\left\{ \begin{array}{l} \text{A Généralités et phanéro-} \\ \text{gumes.} \\ \text{B Cryptogames.} \end{array} \right.$ </div> |
| | | II LECOMTE, de l'Institut, professeur au Muséum d'Histoire naturelle |
| | | L. MANGIN, de l'Institut, directeur du Muséum d'Histoire naturelle |
| 23 | <i>Zoologie</i> | G. HOUBERT, professeur de Zoologie à l'École de Médecine de Rennes |
| 24. | <i>Anatomie et Embryologie</i> | G. HOUBERT, professeur de Zoologie à l'École de Médecine de Rennes |
| 25. | <i>Anthropologie et Ethnographie</i> | G. PAILLAULT, directeur-adjoint du Laboratoire d'Anthropologie à l'École des Hautes Etudes, professeur à l'École d'Anthropologie |
| 26 | <i>Economie politique</i> | G. RENARD, professeur d'Histoire du Travail au Collège de France |

II. SCIENCES APPLIQUÉES**A. Sciences mathématiques**

- | | | |
|-----|-------------------------------------|---|
| 27. | <i>Mathématiques appliquées</i> | M. D'OCAGNE, professeur à l'École Polytechnique et à l'École des Ponts et Chaussées |
| 28 | <i>Mécanique appliquée et génie</i> | M. D'OCAGNE, professeur à l'École Polytechnique et à l'École des Ponts et Chaussées |

B. Sciences inorganiques

- | | | |
|-----|-----------------------------|---|
| 29. | <i>Industries physiques</i> | II. CHAUMAT, professeur au Conservatoire des Arts et Métiers, sous-directeur de l'École supérieure d'Electricité de Paris |
| 30. | <i>Photographie</i> | A. SEYEWETZ, sous-directeur de l'École de Chimie industrielle de Lyon |
| 31. | <i>Industries chimiques</i> | J. DENOMME, inspecteur général de l'Instruction publique, inspecteur des Etablissements classés |

